Н. А. Курчанов

ПОВЕДЕНИЕ: ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОДХОД

Учебное пособие

Санкт-Петербург
СпецЛит
2012

УДК 159.91–57.033
К93

Автор:

Николай Анатольевич Курчанов — кандидат биологических наук, доцент, лауреат премии Совета министров СССР

Рецензенты:

В. М. Аллахвердов — доктор психологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей психологии СПбГУ;
Н. Д. Ещенко — доктор биологических наук, профессор кафедры биохимии СПбГУ

Курчанов Н. А.
К93 Поведение: эволюционный подход : учебное пособие / Н. А. Курчанов — СПб. : СпецЛит, 2012. — 232 с. — ISBN 978-5-299-00514-1.

В книге с эволюционных позиций освещаются все разделы, связанные с поведением: этология, нейрофизиология, теории научения и мотивации. Показана методологическая роль генетики и теории эволюции в изучении поведения. Рассмотрены взаимосвязь поведения и когнитивных процессов, проблемы психики, сознания, памяти.

Интеграция данных поведенческих наук — актуальная проблема современного образования. В пособии сделана попытка такой интеграции, что позволяет рассмотреть разделы, входящие в учебные планы разных направлений.

Изложенный материал может быть использован студентами биологических, психологических, педагогических факультетов при изучении курсов этологии, зоопсихологии, психологии развития, физиологии высшей нервной деятельности, нейрофизиологии, психофизиологии. Отсутствие излишней детализации делает книгу доступной для студентов гуманитарных вузов. Пособие также представляет интерес для научных сотрудников, занимающихся вопросами природы человека.

УДК 159.91–57.033

ISBN 978-5-299-00514-1

ОГЛАВЛЕНИЕ

Условные сокращения . . . 5
Предисловие . . . 6
Глава 1. Генетическая информация . . . 8
1.1. Понятие генетической информации . . . 8
1.2. Организация генетического материала . . . 11
1.3. Проявление генетической информации . . . 13
1.4. Эпигенетика — новый взгляд на природу наследственности . . . 14
1.5. Лабильный геном . . . 16
Глава 2. Эволюция . . . 19
2.1. Становление и основные положения синтетической теории эволюции . . . 19
2.2. Альтернативные теории эволюции . . . 22
2.3. Вопросы макроэволюции и видообразования . . . 25
2.4. Конфронтация или новый синтез? . . . 28
2.5. Эволюционная биология и систематика . . . 33
2.6. Место человека в системе живой природы . . . 34
2.7. Эволюция и прогресс . . . 38
Глава 3. Филогенетическая детерминация поведения . . . 40
3.1. Ключевой вопрос поведенческих наук . . . 40
3.2. Становление этологии и вопросы эволюции поведения . . . 42
3.3. Теоретические положения этологии . . . 45
3.4. Социобиология . . . 49
3.5. Этология человека . . . 52
3.6. Агрессивность . . . 55
Глава 4. Социальное поведение . . . 59
4.1. Типы социальной организации . . . 59
4.2. Социальные взаимоотношения . . . 60
4.3. Коммуникация . . . 63
4.4. Эусоциальность как феномен эволюции . . . 66
4.5. Стресс . . . 68
4.6. Социальное поведение и будущее человечества . . . 70
Глава 5. Научение . . . 73
5.1. Поведение в онтогенезе . . . 73
5.2. Неассоциативное научение . . . 75
5.3. Ассоциативное научение . . . 76
5.4. Подражание . . . 78
5.5. Импринтинг . . . 80
5.6. Критические периоды развития в ходе онтогенеза . . . 83
5.7. Когнитивное научение . . . 85
Глава 6. Программирование поведения . . . 87
6.1. Мотивация . . . 87
6.2. Конфликт мотиваций . . . 89
6.3. Проблема «жесткости» инстинкта . . . 91
6.4. Инстинкт и научение в русле теории мотивации . . . 94
6.5. Поведенческий континуум . . . 96
Глава 7. Клеточные основы поведения . . . 99
7.1. Клетка — структурно-функциональная единица жизни . . . 99
7.2. Плазматическая мембрана . . . 100
7.3. Цитоплазма . . . 103

7.4. Клеточное ядро 106
7.5. Нервная ткань 108
7.6. Мышечная ткань 110
7.7. Эпителиальные и соединительные ткани 112
7.8. Сигналы нервных клеток 114
7.9. Физиология синапса 117
7.10. Синаптические механизмы научения 120
Глава 8. Нейрогуморальная система регуляции 124
8.1. Принципы функционирования нервной системы 124
8.2. Эволюция нервной системы 126
8.3. Основные тенденции эволюции нервной системы позвоночных 130
8.4. Эндокринная система 135
8.5. Единство регуляторных систем организма 138
8.6. Нейрогормоны и поведение 140
8.7. Регуляция процессов размножения и полового поведения 141
Глава 9. Физиология мозга 145
9.1. Головной мозг 145
9.2. Сенсорные системы 149
9.3. Эффекторные системы 153
9.4. Ассоциативные системы и интегративная деятельность мозга 155
9.5. Лимбическая система 156
9.6. Функциональная асимметрия мозга и нейрофизиология речи 158
9.7. Проблема восприятия 161
Глава 10. Когнитивная этология 164
10.1. Становление взглядов на проблему когнитивных способностей животных 164
10.2. Методологические проблемы исследований психики животных . 167
10.3. Анализ когнитивных способностей животных 169
10.4. Вербальная коммуникация 171
10.5. Орудийная деятельность животных 174
10.6. Сравнительно-филогенетический анализ когнитивных функций . . . 176
10.7. Проблема наличия сознания у животных 180
Глава 11. Психология в поисках психики 184
11.1. Становление психологии 184
11.2. Психоанализ 188
11.3. Гуманистическая психология 192
11.4. Когнитивная психология 193
11.5. Эволюционная психология 194
11.6. В дебрях когнитивных процессов 197
11.7. Психодиагностика 199
11.8. Парадоксы психики человека 202
Глава 12. Память и сознание 206
12.1. Проблема природы памяти 206
12.2. Системы памяти 207
12.3. Нейрофизиология памяти 209
12.4. Сознание 211
12.5. Модели психики и сознания 215
12.6. Загадки психики 217
12.7. На пороге новой научной революции 222
Литература 224

УСЛОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

АГ — аппарат Гольджи
АКТГ — адренокортикотропный гормон
АМФ — аденозинмонофосфат
АТФ — аденозинтрифосфат
ВНД — высшая нервная деятельность
ГАМК — γ-аминомасляная кислота
ГМФ — гуанозинмонофосфат
ГТФ — гуанинтрифосфорная кислота
ДВП — долговременная потенциация
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
ДП — долговременная память
КГР — кожно-гальваническая реакция
КП — кратковременная память
ЛГ — лютеинизирующий гормон
ЛСД — наркотическое вещество
МГЭ — мобильные (мигрирующие) генетические элементы
МСГ — меланоцитостимулирующий гормон
ПД — потенциал действия
ПП — пожизненная память
ППК — первичные половые клетки
ПСП — постсинаптический потенциал
РНК — рибонуклеиновая кислота
СКЭ — свободные клеточные элементы
СТГ — соматотропный гормон
СТЭ — синтетическая теория эволюции
ТАТ — тематический апперцептивный тест
ТТГ — тиреотропный гормон
ФКД — фиксированные комплексы действий
ФРН — фактор роста нервов
ФСГ — фолликулостимулирующий гормон
ц-АМФ — циклический аденозинмонофосфат
ц-ГМФ — циклический гуанозинмонофосфат
ЦНС — центральная нервная система
ЭКГ — электрокардиограмма
ЭР — эндоплазматический ретикулум
ЭСС — эволюционно стабильная стратегия

FAP — (fixed action patterns) см. ФКД
MMPI — Миннесотский многопрофильный личностный опросник
MPD — (Multiple personality disorder) множественное личностное расстройство
NGF — фактор роста нервов

ПРЕДИСЛОВИЕ

Мудрость состоит в том, чтобы,
прислушиваясь к природе,
поступать с ней сообразно.

Гераклит (544—483 до н. э.),
древнегреческий мыслитель

Поведение, особенно сложные его формы, представляет собой наглядный образец выдающегося творчества природы. Эта область с давних времен находилась в фокусе внимания ученых, но до сих пор хранит много загадок и тайн. Интерес к познанию природы поведения не ослабевает и в настоящее время, более того, понимание его закономерностей во многом определяет будущее человечества.

Книги, посвященные различным аспектам поведения, обычно начинаются с длинного списка поведенческих наук. Я также перечислю различные направления и школы, занимающиеся проблемой поведения, с которыми читатели сталкиваются в разных книгах и которые фигурируют в названиях учебных курсов: этология, зоопсихология, бихевиоризм, физиология высшей нервной деятельности (ВНД), психология развития, психофизиология, социобиология, поведенческая экология, генетика поведения, эволюционная психология, социальная психология, психоэндокринология. Этот список можно продолжить.

Представители данных наук нередко придерживались противоположных методологических принципов или рассматривали поведение лишь в одном узком аспекте. Отсутствие взаимопонимания между разными направлениями не позволяло провести четкие границы между сферами их деятельности, создавало терминологическую путаницу и барьеры на пути к интеграции. Можно представить, с какими трудностями сталкиваются неискушенные студенты, приступая к изучению поведенческих дисциплин и подбору литературы по ним. В этом плане роль учебного курса, знакомящего студентов с современными подходами к поведению и психике, доступного студентам всех специальностей, но, одновременно, не обходящего стороной сложные вопросы, особенно актуальна.

При изучении поведения исключительно важно понимание взаимосвязи всех составляющих: генетической детерминации, нейрофизиологических механизмов, влияния внешних условий, а если речь идет о человеке, то необходимо учитывать и воздействие культурной среды. Все аспекты поведения должны рассматриваться в рамках единой методологии, иначе у студентов не может сложиться целостного представления. Такой объединяющей методологией служит эволюционная теория. Она и положена в основу данной книги.

Пособие начинается со знакомства с понятием генетической информации, без чего немыслимо изучение любого феномена природы. Именно неграмотность в вопросах генетики среди гуманитариев явилась основной причиной рождения многочисленных и чрезвычайно живучих мифов о природе человека. Становление эпигенетики в самом конце XX в. коренным образом меняет наши представления о роли наследственности и воспитания, противопоставление которых долгие годы предопределяло остроту ключевого вопроса поведенческих наук.

Вторая глава посвящена современному состоянию теории эволюции, которая выступает методологической основой всех аспектов поведения. Теория эволюции в настоящее время также переживает научную революцию и смену парадигмы, что неизбежно отражается на наших представлениях о природе поведения.

Последующие четыре главы рассматривают все аспекты основного вопроса поведенческих наук: природу филогенетической детерминации поведения, научения, мотивации и современный взгляд на их взаимосвязь.

Три главы посвящены нейрофизиологическим и гуморальным механизмам регуляции поведения, начиная с клеточного уровня организации. Особое внимание уделено роли нервной системы — уникального творения природы. Сложность данного вопроса подчеркивает бессмысленность «декоративных» курсов, которыми заполнена программа подготовки психологов. Именно разрыв психологии с естествознанием явился одной из важнейших причин ее затянувшегося кризиса.

Наконец, последние три главы посвящены когнитивным процессам, в которых скрыто наибольшее число тайн. Это проблемы памяти, психики, сознания. Все модели этих явлений, созданные к настоящему времени, не могут считаться удовлетворительными, но знакомство с ними необходимо будущему специалисту.

В книге ясно показано, что только в сравнительных исследованиях можно найти ответы на поставленные вопросы. Несостоятельность позиции антропоцентризма давно доказана. Радует, что ученые, находящиеся на «переднем крае» науки, признают важность роли естествознания в постижении природы человека. Опрос тридцати крупнейших психологов Европы накануне XXI в. показал, что практически все они важнейшим фактором развития психологии в будущем видят влияние достижений биологии, особенно генетики.

Хотелось бы надеяться, что будущая наука о поведении сможет синтезировать все богатство знаний, накопленных разными направлениями. Эта надежда красной нитью проходит через всю книгу, определяя ее содержание.

ГЛАВА 1

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Ключевой проблемой биологии, по-видимому,
можно считать вопрос о том,
как увековечивает свой опыт живая материя.

М. Дельбрюк (1906—1981),
американский генетик,
лауреат Нобелевской премии 1969 г.

При изучении любого биологического феномена необходимо знание основных генетических закономерностей. Особенно это относится к изучению поведения. Спор о роли наследственности прошел через историю всех «поведенческих» наук. Во многом причиной этому являлось непонимание спорящими сторонами законов генетики — методологической основы современной биологии.

1.1. Понятие генетической информации

Как хранится и воспроизводится генетическая информация? Какие структуры организма являются ее «хранилищем»? Как генетическая информация проявляется и как изменяется в ряду поколений? Без понимания этих вопросов немыслимо подходить к изучению любого аспекта поведения.

Носителями наследственной информации в природе являются нуклеиновые кислоты. Известно два вида нуклеиновых кислот: ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота). Генетическая информация записана на молекуле ДНК, которая служит местом ее хранения. Эта информация записана при помощи особых «букв» — нуклеотидов, которые являются мономерами ДНК.

Нуклеотиды ДНК представляют собой сложные молекулярные комплексы, состоящие из азотистого основания, углевода пентозы (*дезоксирибоза*) и остатка фосфорной кислоты. Четыре типа азотистых оснований (*аденин* — А; *тимин* — Т; *гуанин* — Г; *цитозин* — Ц) определяют специфичность четырех типов нуклеотидов ДНК. Таким образом, генетическая информация всех живых существ на Земле записана с помощью всего четырех «букв». Как такое возможно? Дело в том, что «слова», записанные этими «буквами», очень большие, что позволяет посредством всего четырех «букв» компоновать бесчисленное количество комбинаций. «Слова» генетического «словаря», которыми «описана» жизнь на Земле, называются генами.

Гены — единицы генетической информации. Иногда они небольшого размера, иногда состоят из тысяч нуклеотидов. Дать краткое и точное определение гену весьма сложно — это одна из центральных проблем генетики. Весь XX в. представления о гене непрерывно изменялись. В рамках классической генетики это было, скорее, абстрактное понятие элементарной структуры, отвечающей за

определенный признак организма. После рождения молекулярной биологии под геном обычно понимался участок ДНК, кодирующий отдельный признак. Но последующие открытия «перекрывающихся» генов, «мозаичной» структуры, псевдогенов, мобильных генетических элементов, регуляторных последовательностей и многого другого все более усложняли и размывали понятие гена (Курчанов Н. А., 2009). С большой степенью условности остановимся на лаконичном определении гена, которое приводит в своей книге В. З. Тарантул: *«Ген — это физическая (определенный участок ДНК) и функциональная (кодирует белок или РНК) единица наследственности»* (Тарантул В. З., 2003).

Воспроизводится генетическая информация во время репликации. **Репликацией** называется процесс удвоения молекул ДНК. Именно уникальная способность ДНК к самоудвоению определяет ее ключевую роль в живом организме как носителя наследственности. Каждая молекула ДНК состоит из двух цепей нуклеотидов. Эти цепи соединены друг с другом по **принципу комплементарности** (А — Т, Г — Ц) при помощи водородных связей. Таким образом, информации цепей взаимозависимы: каждая цепь несет информацию о другой.

Начинается репликация с локального участка молекулы ДНК, где двойная спираль ДНК раскручивается, разрываются водородные связи между нуклеотидами соседних цепей и цепи расходятся. К образовавшимся свободным связям каждой цепи присоединяются по принципу комплементарности (А — Т, Г — Ц) свободные нуклеотиды, находящиеся в клетке. Этот процесс идет вдоль всей молекулы ДНК с участием сложного ферментного комплекса. Поскольку у каждой дочерней молекулы ДНК одна нить происходит от материнской молекулы, а другая является вновь синтезированной, данная модель репликации получила название «полуконсервативной» (рис. 1.1). Мы рассмотрели только сам принцип репликации, не вникая в исключительно сложные биохимические процессы.

Две новые молекулы ДНК представляют собой копии исходной молекулы. Полуконсервативный механизм репликации ДНК столь же универсален в природе для воспроизведения генетического материала, как и сама структура ДНК.

Другая нуклеиновая кислота — РНК, участвует в процессах реализации генетической информации. Ее нуклеотиды отличаются от нуклеотидов ДНК одним азотистым основанием (*урацил* вместо *тимина*) и пентозой (*рибоза*). В настоящее время считается, что РНК была первой «молекулой жизни», объединившей в себе множество функций. Только потом функция хранения генетической ин-

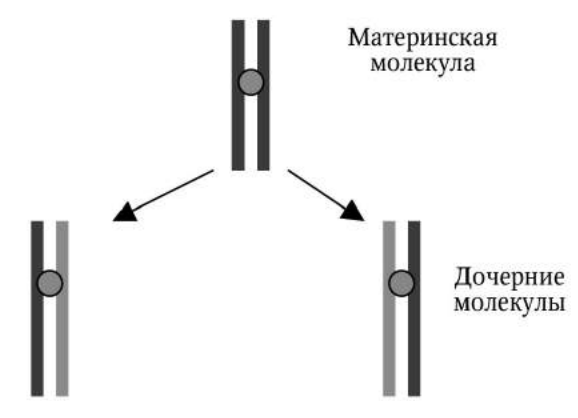


Рис. 1.1. Полуконсервативный принцип репликации ДНК



Рис. 1.2. Комплементарность смысловой цепи ДНК и нити РНК в процессе транскрипции: А — аденин; Т — тимин; Г — гуанин; Ц — цитозин; У — урацил

формации перешла к ДНК, а функция катализа — к белкам. Однако разнообразные виды РНК в той или иной мере сохраняют свои первоначальные способности.

Любая информация в организме должна не просто храниться, но и работать. Реализация генетической информации происходит в ходе **экспрессии** генов — в процессах транскрипции и трансляции.

Транскрипцией называется процесс переноса генетической информации с ДНК на РНК. Информация переписывается с языка ДНК-нуклеотидов на язык РНК-нуклеотидов (рис. 1.2).

Синтез РНК чаще происходит только на одной из двух нитей ДНК (смысловой) и не по всей ее длине, а лишь в пределах одного гена. Таким образом, ген можно представить как участок ДНК, несущий информацию об одной рибонуклеотидной цепи, но это определение осложняется множеством исключений. Так, данное определение не подходит к малым РНК.

В результате процесса транскрипции синтезируются все молекулы РНК (и-РНК, т-РНК, р-РНК и др.). Эти молекулы после биохимических преобразований направляются в цитоплазму для участия в другом важнейшем процессе — трансляции, который протекает на рибосомах.

Трансляцией называется процесс синтеза полипептидной цепочки на нити и-РНК. На и-РНК переписана генетическая информация о структуре белков, которая закодирована последовательностью нуклеотидов. Полипептидная нить из аминокислот, приносимых т-РНК, синтезируется на и-РНК. Этот процесс происходит на рибосомах. Сами рибосомы состоят из многочисленных белков и р-РНК. При трансляции информация переписывается с языка РНК-нуклеотидов на язык аминокислот. Этот процесс, один из самых сложных в природе, происходит в несколько этапов с участием многих ферментов.

Соответствие структуры гена (в нуклеотидах) и структуры кодируемого им белка (в аминокислотах) было названо **колинеарностью.** Колинеарность определяется **генетическим кодом.** Кодировка соответствия двух типов записи информации выражается в том, что каждая аминокислота в структуре белка зашифрована последовательностью из трех нуклеотидов — **триплетом** или **кодоном** (рис. 1.3). Расшифровка генетического кода, завершенная к 1965 г., явилась одной из триумфальных побед генетики.

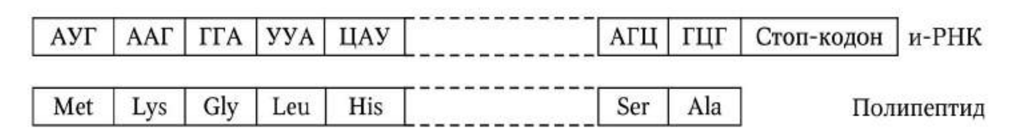


Рис. 1.3. Колинеарность и-РНК и полипептида, синтезированного в процессе трансляции (в полипептиде показаны комплементарные триплетам аминокислоты)

Процессы репликации, транскрипции и трансляции получили в биологии название **матричных,** поскольку в них одна молекула служит матрицей (образцом) для синтеза другой. Матричные процессы являются определяющими для протекания жизни на Земле.

Порядок переписывания генетической информации в клетке определяет поток информации в живой природе:

$$ДНК \Rightarrow РНК \Rightarrow белок.$$

Такая направленность была названа одним из основателей молекулярной биологии Ф. Криком (1916—2004) **центральной догмой молекулярной биологии.** Хотя современная генетика знает и альтернативные пути, этот поток информации реализуется в подавляющем большинстве живых систем.

Единство генетического кода и общность потока генетической информации в живой природе свидетельствуют о единстве происхождения всех живых организмов на нашей планете.

1.2. Организация генетического материала

Структурно-функциональная организация генетического аппарата определяет деление всех живых организмов на прокариот и эукариот. У прокариот (к которым относятся бактерии и археи) ДНК представлена кольцевой молекулой и находится в цитоплазме клетки. У эукариот (к которым относятся все остальные организмы) структурными носителями генетической информации ДНК являются **хромосомы,** находящиеся в ядре.

Хромосомы представляют собой сложную многоуровневую структуру, в которой ДНК взаимодействует с различными белками. Базовым уровнем этой структуры являются **нуклеосомы,** представляющие собой глобулы из восьми молекул белков *гистонов*, обвитых ДНК. Нуклеогистоновая нить в дальнейшем многократно укладывается, формируя компактные хромосомы. Такая структура открывает широкие возможности для регуляции.

Поскольку число генов в организме несоизмеримо больше числа хромосом, то понятно, что каждая хромосома несет много генов. Каждый ген занимает в хромосоме определенное место — **локус.** Гены, расположенные на одной хромосоме, называются **сцепленными.**

Помимо ядра, небольшая доля генетической информации эукариотической клетки находится в таких органоидах, как митохондрии и хлоропласты, имеющих собственные генетические системы: свои ДНК, разнообразные РНК (и-РНК, т-РНК, р-РНК) и рибосомы, что позволяет осуществлять независимый синтез белка. Кольцевые ДНК этих органоидов явились важным доводом в пользу их бактериального симбиотического происхождения на заре формирования жизни.

Клеточное ядро эукариот разделяет процессы транскрипции и трансляции, что предоставляет широкие возможности для регуляции. Регуляция происходит на всех этапах экспрессии генов эукариот. Дополнительным этапом у них является **процессинг** — процесс сложных преобразований синтезированной в ходе транскрипции РНК. Важнейшая составляющая процессинга и-РНК — **сплайсинг,** при котором происходит вырезание **интронов** (некодирующих областей

гена) и сшивание **экзонов** (кодирующих областей). Экзоны и интроны обусловливают «мозаичную» структуру эукариотических генов. Именно в результате процессинга синтезированная в ядре РНК становится функционально активной.

Понимание многообразных механизмов регуляции послужило причиной радикальных изменений наших представлений о структурно-функциональной организации генетического аппарата в настоящее время.

Одним из основателей современной генетики, выдающимся датским ученым В. Иоганнсеном (1857—1927) были предложены базовые генетические термины — ген, аллель, генотип, фенотип, определяющие генетические характеристики особи.

Гены, расположенные в своих локусах, могут иметь варианты — **аллели.** Локус, имеющий в популяции более одного аллеля, называется полиморфным. Обычно аллели обозначаются буквами латинского или греческого алфавита, а если их много, то с верхним индексом. Количество аллелей разных генов в популяциях организмов может быть различным. Одни гены имеют много аллелей, другие — мало. В любом случае число аллелей ограничено эволюционными факторами: аллели, ухудшающие адаптивные свойства вида либо несовместимые с жизнью, элиминируются естественным отбором.

Конкретный организм эукариот имеет только два аллеля одного гена: по числу гомологичных локусов гомологичных хромосом (отцовской и материнской). Организм, у которого оба аллеля одинаковые, называется **гомозиготой** (по данному гену). Организм, у которого аллели разные, называется **гетерозиготой** (рис. 1.4). Аллели, локализованные на половых хромосомах гетерогаметного пола, могут присутствовать в единственном числе.

Генотип можно представить как совокупность аллелей организма, а **фенотип** — как совокупность его внешних признаков.

Введенный в 1920 г. немецким ботаником Г. Винклером (1877—1945) термин **геном** стал характеристикой целого вида организмов, а не конкретной особи. Это понятие в дальнейшем стало одним из важнейших. К 1980-м гг. XX в. формируется новое направление генетики — геномика. Первоначально геном характеризовали как совокупность генных локусов гаплоидного набора. Однако оказалось, что сами гены занимают относительно небольшую часть генома, хотя и составляют его основу. Большую часть занимают межгенные участки, где есть области с регуляторной функцией, а также районы невыясненного пока назначения. Регуляторные участки неразрывно связаны с генами, являются своего рода «инструкциями», определяющими работу генов на разных этапах развития организма. Поэтому геномом в настоящее время называют всю совокупность ДНК клетки, характерную для ДНК вида.

На современном этапе развития генетики геномика становится одним из ее ключевых разделов. Успехи геномики наглядно продемонстрировало успешное завершение программы «Геном человека».

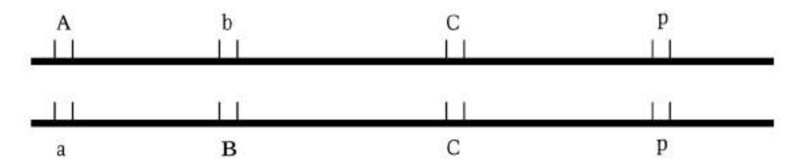


Рис. 1.4. Аллели сцепленных генов двух гомологичных хромосом

1.3. Проявление генетической информации

Как проявляется генетическая информация, локализованная в ДНК-содержащих структурах? Ее проявление отражается в фенотипе, который, согласно современным представлениям, всегда является результатом взаимодействия генов в конкретных условиях внешней среды.

В природе обнаружены самые разные варианты взаимодействия аллелей и неаллельных генов. Ген может подавлять или видоизменять проявление другого гена (Курчанов Н. А., 2009; 2010). На результат такого взаимодействия влияет множество факторов, поэтому перед генетиками открывается все более и более сложная картина. Сами гены стали рассматривать не как единичные образования, а как составляющие единой структуры — транскрипционной сети. «Включение» каждого гена сети производится сигнальными молекулами, причем взаимоотношения между генами внутри сети могут быть очень сложными. В результате этого признак может проявляться (или не проявляться) у особей одного генотипа, а степень проявления признака может варьировать в различных условиях среды.

Проявляемость гена в фенотипе определяет такой показатель, как **пенетрантность,** степень его выраженности — **экспрессивность,** а диапазон варьирования признака (проявлений генотипа) — **норма реакции.** Этот диапазон различен для разных признаков. Некоторые признаки имеют однозначную норму реакции или варьируют незначительно. Другие признаки (например, поведенческие) имеют широкую норму реакции.

Наряду с наследственностью, всем живым организмам свойственна изменчивость, под которой понимают свойство приобретать новые признаки. В природе встречаются различные виды изменчивости.

Мутации — это наследственные изменения генетического материала. По характеру изменений генома мутации делятся на г е н н ы е (изменения нуклеотидного состава ДНК отдельных генов), х р о м о с о м н ы е (изменения структуры хромосом), г е н о м н ы е (изменения числа хромосом), ц и т о п л а з м а т и ч е с к и е (изменения неядерных генов). Эти основные группы мутаций имеют множество подгрупп, которые подробно рассматриваются в курсе генетики (Курчанов Н. А., 2009; 2010).

Несмотря на неблагоприятный эффект большинства мутаций, способность к мутированию чрезвычайно важна, так как дает возможность организмам изменяться и приспосабливаться к условиям внешней среды. Мутации — основа эволюционных изменений.

Модификации — это изменения фенотипа под действием факторов внешней среды без изменения генотипа. Они обеспечивают приспособленность организма в течение жизни к условиям его существования. Проблема наследования модификаций имеет долгую историю чрезвычайно острых дискуссий. Не меньший интерес представляет проблема возникновения модификаций. Способность к адекватным модификационным изменениям открывает организму более широкие возможности для адаптаций.

Дискуссии о возможностях модификаций особенно болезненно проходили в сфере поведенческих наук. Поведенческие признаки высших организмов контролируются большим числом генов, что определяет широкий диапазон фенотипической изменчивости. Поведенческие признаки, контролируемые единичным

геном, могут быть предметом строгого генетического анализа, но только у простых организмов. В основном такие признаки исследованы у дрозофилы — классического объекта генетики. Для выражения доли изменчивости, обусловленной различиями в генотипе, был введен показатель **наследуемости.**

Однако оказалось, что понятие наследственности не исчерпывается генотипом. Один и тот же генотип может по-разному «работать», а «режим» его «работы» может передаваться по наследству. На волне революционных открытий конца XX в. рождается новое направление — эпигенетика.

1.4. Эпигенетика — новый взгляд на природу наследственности

Эпигенетика в настоящее время «поставляет» наиболее интересные факты для «строительства» новой парадигмы современной генетики. Термин «эпигенетика» был предложен известным английским генетиком К. Уодингтоном (1905—1975) еще в 1942 г. для обозначения процессов формирования конкретного фенотипа на основе определенного генотипа. Первоначально под такими процессами подразумевались обратимые модификации в ходе онтогенеза.

В настоящее время особое внимание уделяется наследственным изменениям генной экспрессии, происходящим без изменения нуклеотидного состава ДНК. Фундаментальным положением эпигенетики является то, что один и тот же генотип может проявляться разными фенотипами, которые опосредуются разными состояниями генных локусов. Для выражения этих состояний, обусловленных различными эпигенетическими механизмами, появился особый термин — **эпигеном** (Паткин Е. Л., 2008). Выделяют несколько эпигенетических механизмов.

Метилирование ДНК — наиболее распространенный и изученный вариант включения и выключения генной экспрессии при помощи метильной группы, связанной с азотистым основанием (обычно *цитозином*). Метилирование осуществляется целым семейством ферментов *метилтрансфераз*. Особенно велика его роль на ранних этапах развития, когда протекают процессы дифференцировки.

Изменение структуры хроматина в ходе онтогенеза имеет не меньшее значение. Основной способ такой регуляции — разнообразные модификации *гистоновых белков* нуклеосом. С этими модификациями связана активация или выключение специфичных генов. Модификации гистонов играют ключевую роль в формировании *гетерохроматина* (конденсированного нефункционирующего хроматина). Кроме гистонов, в хроматине содержится большое количество других белков, получивших собирательное название *негистоновых*. Модификации таких белков также влияют на активность генов.

Воздействие малых РНК оказалось сопоставимо по своей значимости для регуляции генной экспрессии с активностью регуляторных генов. Многие малые РНК происходят из межгенных участков и интронов матричной РНК, вырезаемых в процессе сплайсинга. Их многообразие обусловливает наличие различных классификаций малых РНК.

РНК-зависимый механизм регуляции экспрессии генов, открытый только в 1995 г., получил название **РНК-интерференции.** В основном он запускается при помощи двунитевых малых РНК (Смирнов А. Ф., 2009). Это открытие

радикально изменило наши представления о регуляции генной экспрессии в ходе онтогенеза.

Влиянием малых РНК, может быть, объясняется загадочное явление **парамутации,** при котором аллель «запоминает» свое состояние в предыдущем поколении. Это явление противоречит законам Менделя, согласно которым гены гетерозигот расходятся в половые клетки неизменные. Было предложено несколько моделей, объясняющих возникновение парамутаций, но все они не более чем гипотезы. Возможно, новому поколению при оплодотворении передаются молекулы малых РНК. Вероятно, парамутации широко распространены в природе, обусловливая явления пенетрантности и экспрессивности (Паткин Е. Л., 2008).

Наиболее ярким эпигенетическим феноменом является **геномный импринтинг,** открытый в 1984 г. Он проявляется у млекопитающих и цветковых растений. Геномный импринтинг представляет собой обусловленность экспрессии генов в зависимости от отцовского или материнского происхождения. Зигота, а затем и клетки организма как бы «запоминают» происхождение гена. Несмотря на интенсивное изучение в последние годы, механизм геномного импринтинга во многом остается непонятным. Вероятно, он обусловлен различием в метилировании хромосом.

Предположительно, 0,1 % генов млекопитающих подвергаются импринтингу (Смирнов А. Ф., 2009). Хотя число импринтированных генов относительно невелико, все они играют важную роль, ***особенно в регуляции поведения.*** Именно из-за наличия импринтированных генов необходимо наличие отцовского и материнского геномов для нормального развития зародыша.

В исследованиях генетиков рассматриваются и другие эпигенетические механизмы регуляции генной экспрессии. Они, безусловно, играют свою роль в развитии большинства полигенных болезней человека (Cook G., Hill A., 2001). Относительно недавно показана важная роль влияния внутриутробного развития на организм и его последующее поведение. Так, сходство разнояйцовых близнецов значительно больше, чем сходство обычных братьев и сестер, хотя степень генетической общности в обоих случаях одинакова (Scarr S., 1992).

Дальнейшее изучение эпигенетических механизмов должно раскрыть такое явление, как структурная наследственность, под которой понимается функционирование в качестве матриц трехмерных структур, образующих себе подобных. Самым известным примером являются белки прионы (Шаталкин А. И., 2009).

Более пристальное внимание к эпигенетическим механизмам раскрыло возможность внешнего воздействия на наследственность. Даже такие внешние факторы, как питание, материнская забота, способ оплодотворения, влияют на эпигеном (Паткин Е. Л., 2008). Это влияние может осуществляться путем биохимической модификации ДНК и гистонов, что изменяет генную экспрессию. Если такие модификации затрагивают линии первичных половых клеток (ППК), то происходит наследование фенотипа. Показана возможность передачи по наследству «рисунка метилирования» генов, что изменяет фенотипические свойства.

Таким образом, некоторые эпигенетические феномены бросают вызов традиционной генетической парадигме. Вековая проблема «наследования приобретенных признаков» возвращается в генетику в новом качестве.

Автономность генов оказалась значительно меньшей, чем предполагалось на заре генетики. Именно поэтому так трудно дать четкое определение гена. Гены генома интегрированы в транскрипционные сети, которые можно рассматривать как самостоятельные структуры генетического аппарата. Их взаимосвязь

открывает возможности моделировать и передавать по наследству специфическую активность генома.

А. И. Шаталкин приводит интересное сравнение деятельности организма и современного производства. При этом генотип можно сравнить с технической документацией, а фенотип — с конечным продуктом. Но на производстве нельзя не учитывать роль рабочего коллектива, который реализует технический проект. А в организме? Возможно, эту роль выполняют процессы самоорганизации (Шаталкин А. И., 2009).

Впервые термин «самоорганизующаяся система» был использован одним из основателей кибернетики У. Р. Эшби (1915—1985) еще в 1947 г. (Ashby R., 1956). В настоящее время вопросы самоорганизации активно разрабатываются в рамках синергетики, чье влияние на биологию все более ощутимо. Такой синтез заставляет ученых по-новому понимать явления наследственности и изменчивости, служит веским фактором разработки новой парадигмы.

Другим весомым фактором послужили открытия, опровергающие наши представления о стабильности генома.

1.5. Лабильный геном

Традиционные представления о стабильности геномов, сложившиеся в рамках классической генетики, сильно пошатнулись после открытия мобильных (мигрирующих) генетических элементов (МГЭ). МГЭ — это структуры, которые могут перемещаться в пределах генома или переходить из генома в геном. Они могут встраиваться в различные области генетического аппарата эукариот и прокариот. Процесс перемещения МГЭ получил название **транспозиции.**

МГЭ были открыты Б. Мак-Клинток (1902—1992) у кукурузы *(Zea mays)* еще в 1940-е гг., однако ее сообщение было встречено генетиками с большим недоверием. Развитие молекулярной генетики подтвердило наличие подобных структур сначала у прокариот, а затем и у эукариотических организмов. Только в 1983 г. Б. Мак-Клинток была удостоена Нобелевской премии за свое выдающееся открытие.

В настоящее время ко всем МГЭ обычно применяют термин **транспозоны.**

Транспозоны были обнаружены у бактерий, дрожжей, кукурузы, дрозофилы и других эукариотических организмов. Типичные признаки транспозонов — инвертированные повторы на концах и дупликация сайт-мишени (места внедрения). Развитие методов молекулярной генетики показало широкое распространение транспозонов в геномах высших животных, в том числе и у человека. Их доля в геномах оказалась значительно выше, чем предполагалось ранее. Так, в геноме человека транспозоны составляют до 45 % генетического материала (Смирнов А. Ф., 2009).

В своем большинстве транспозоны являются эволюционным наследием и обусловлены внедрением вирусного или бактериального генома в клетки эукариот миллионы лет назад. Особый интерес представляют *ретровирусы*, которые реализуют путь, альтернативный «центральной догме». Это феномен **обратной транскрипции** — способность строить на своей РНК комплементарную ДНК. Такая ДНК-копия, встраиваемая в чужой геном, получила название **провируса.**

Подавляющее большинство провирусов не функционируют (не экспрессируются), но при определенных воздействиях некоторые из них способны активироваться, что может представлять собой опасность для макроорганизма. Однако некоторые процессы развития, например развитие нейронов, закономерно сопровождаются повышенной активностью транспозонов. Вероятно, явление ретротранспозиции сыграло важную роль в эволюции эукариот. У человека ретротранспозоны составляют более 90 % мобильной части генома (Попов В. В., 2008).

Феномен транспозиции представляет большой теоретический интерес, независимо от конкретной функции МГЭ. Их важная роль в эволюции уже не подлежит сомнению: показана близость сайтов внедрения МГЭ и хромосомных перестроек. Поскольку МГЭ могут создавать диффузные области гомологии, их копии в разных местах генома обеспечивают возможность реципрокной сайт-специфичной рекомбинации. Такие обмены могут приводить к различным хромосомным перестройкам (делециям, инверсиям, транслокациям), могут изменять систему регуляции генов. Стимулируя хромосомные перестройки, транспозоны могли изменять экспрессию соседних генов. Такая реорганизация играет существенную роль в эволюции геномов.

Показан резкий рост числа транспозиций в популяциях *дрозофилы* при стрессовых воздействиях, что можно рассматривать как модель быстрой регуляции активности генома при изменении условий существования (Ратнер В. А., 2002).

В настоящее время наметилась тенденция оставить понятие «мутация» только для генных мутаций, а хромосомные и геномные мутации рассматривать как варианты естественной генетической рекомбинации. Терминологическая проблема возникла из-за традиционного понимания мутации как отклонения от нормы. Однако дупликации, инверсии, транслокации, центрические слияния, полиплоидия неразрывно связаны с эволюцией геномов. С эволюционной точки зрения, хромосома — это непостоянная структура, а лабильность — естественное состояние генома (Хесин Р. Б., 1984).

Все вирусы представляют собой «мобильные гены». Вирусы, плазмиды (мелкие кольцевые ДНК у бактерий), транспозоны можно рассматривать в русле единого явления в эволюции генетической системы. Все эти структуры не только сами способны перемещаться по геному или из генома в геном, но и могут «перетаскивать» соседние участки генома клетки-хозяина. Такое явление получило название **трансдукции.** Его открытие сыграло решающую роль в рождении генной инженерии.

Многообразие мобильных генетических структур послужило основой для формирования гипотезы **горизонтального переноса генов** в эволюции. Этим термином стали называть обмен генетической информацией между неродственными организмами неполовым путем. Хотя участие транспозонов в процессе эволюции не отрицает никто, их значение до сих пор вызывает бурные споры. Одни генетики, допуская возможность горизонтального переноса в природе, не считают, что он играл заметную роль в эволюции. Другие, наоборот, придают ему решающее значение.

Мы не можем пока адекватно оценить эволюционные масштабы горизонтального переноса, но генетические исследования все чаще показывают его распространенность в природе. Уже сейчас ясно, что роль горизонтального переноса важнее, чем предполагалось ранее. Особенно значимо это было на первых этапах эволюции, когда происходило формирование основных групп живых существ.

У высокоорганизованных организмов генетическую рекомбинацию обеспечивает половой процесс, что дает необходимую им стабильность. Но нельзя игнорировать роль горизонтального переноса и для высших организмов. Так, многие важные явления, связанные с иммунитетом зародышей млекопитающих, вероятно, находятся под контролем генов, полученных от вирусного генома путем трансдукции. Выдают свое происхождение от транспозонов и многие регуляторные последовательности геномов позвоночных (Марков А., 2010).

Возможно, генотипы всех организмов представляют собой «генофонд мира» как единую структуру (Попов В. В., 2008). Этот взгляд не лишен оснований, что заставляет нас с осторожностью относиться к филогенетическим построениям с помощью геносистематики, по-новому посмотреть на многие положения эволюционной теории, с которой мы познакомимся в следующей главе.



ГЛАВА 2

ЭВОЛЮЦИЯ

Путь от амебы к человеку казался философам очевидным прогрессом. Хотя неизвестно, согласилась бы с этим мнением амеба.

Б. Рассел (1872—1970),
английский философ,
лауреат Нобелевской премии 1950 г.

Теория эволюции — это не только общебиологическая теория, но и мировоззренческая система, уровень разработанности которой имеет решающее значение для развития естествознания. Без анализа эволюционных истоков нельзя адекватно понимать любой аспект поведения. Тема эволюции поведения и психики неотделима от общетеоретических вопросов эволюционной теории.

2.1. Становление и основные положения синтетической теории эволюции

Эволюционизм возник как альтернатива учению о неизменности видов. Вопросы, связанные с возникновением и развитием жизни, прошли через всю интеллектуальную историю человечества. Количество литературы, посвященной истории эволюционных учений, огромно (Завадский К. М., Колчинский Э. И., 1977; Колчинский Э. И., 2002).

Термин «эволюция» впервые был предложен швейцарским натуралистом Ш. Боннэ (1720—1793), который рассматривал ее как процесс развертывания возможностей, заложенных в материю Творцом. В Новое время первые, весьма несовершенные, концепции эволюции мы находим у французского натуралиста Ж. Бюффона (1707—1788) и деда Ч. Дарвина — Э. Дарвина (1731—1807).

Большую известность (правда, уже после смерти автора) приобрела теория французского естествоиспытателя Ж. Б. Ламарка (1744—1829). Свое эволюционное учение он изложил в знаменитой книге «Философия зоологии» (1809), где развивал взгляды о постепенном повышении уровня организации живых существ от простейших до человека.

Ж. Б. Ламарк выделил три основных фактора эволюции: упражнение органов, наследование благоприобретенных признаков, внутреннее стремление организмов к прогрессу. Хотя наследование благоприобретенных признаков во времена Ламарка считалось само собой разумеющимся, его теория не получила признания среди современников. Многие обоснования Ж. Б. Ламарка были неубедительны и явно натянуты. Большинство биологов того времени, в том числе и крупнейший авторитет — французский палеонтолог Ж. Кювье (1769—1832), стояли на позициях креационизма и неизменности видов.

Следует заметить, что эволюция не обязательно должна противопоставляться креационизму. Креационизм постулирует только акт творения жизни, но может допускать ее последующую эволюцию, что мы видим уже у Ш. Боннэ.

В трудах последователей Ж. Б. Ламарка его теория получила развитие, став влиятельным течением эволюционизма. Однако адекватному пониманию его идей часто мешал идеологический фактор. Только сейчас мы начинаем постигать их значение. Несмотря на ошибки, объяснимые уровнем развития биологии того времени, мысли Ж. Б. Ламарка оказались исключительно глубоки.

Из других эволюционистов того времени нельзя не отметить работы французского естествоиспытателя Э. Жоффруа Сент-Илера (1772—1844).

Однако крупнейшее событие в науке XIX в. — это эволюционная теория Ч. Дарвина (1809—1882). Суть теории Ч. Дарвин изложил в своей эпохальной книге «Происхождение видов», напечатанной в 1859 г. С этой даты многие историки науки ведут отсчет современной биологии. Книга произвела настоящую революцию и в научном мировоззрении, и в умах людей того времени. Дарвинизм быстро стал господствующим течением эволюционизма.

Основными факторами эволюции Ч. Дарвин выдвинул изменчивость, наследственность и отбор. Главным фактором у него выступает естественный отбор. О механизмах наследственности и изменчивости Ч. Дарвин, как и Ж. Б. Ламарк, имел самые смутные представления. Однако, вне зависимости от механизма, изменчивость у него не была привязана к «желаниям» организма или к «высшим силам». Непрерывный ряд мелких изменений от первоначальной формы и составляет материал эволюции. Ч. Дарвин снял мистический ореол таинственности с эволюционного процесса.

Существенно потеснив креационизм в общественном сознании, дарвинизм не остался единственной эволюционной теорией. Дав мощный толчок эволюционному подходу в науке, он одновременно породил альтернативные версии. Одним из самых известных критиков дарвинизма XIX в. был русский зоолог Н. Я. Данилевский (1822—1895), который провел скрупулезный анализ работ Ч. Дарвина.

Начало XX в. отмечено периодом долгой конфронтации дарвинизма с нарождающейся генетикой. Это породило обилие антидарвиновских концепций, предрекающих «скорую смерть» теории Ч. Дарвина. Наиболее уязвимой стороной дарвинизма в то время считалась природа наследственности. Поэтому рождение **синтетической теории эволюции** (СТЭ), которая базировалась на синтезе популяционной генетики и дарвинизма, стали рассматривать как вторую революцию в истории эволюционной биологии.

Теоретические положения популяционной генетики были разработаны С. Райтом (1889—1988), Р. Фишером (1890—1962), Дж. Холдейном (1860—1936) в 1930—1931 гг. Они изложены в классических работах «*Генетическая теория естественного отбора*» (Fisher R., 1930) и «*Факторы эволюции*» (Haldane J., 1932).

Контуры целостной эволюционной теории впервые были очерчены в работе Ф. Добжанского «*Генетика и происхождение видов*» (Dobzhansky Th., 1937). Часто называют шесть главных «архитекторов» СТЭ: Т. Добжанский (1900—1975), Э. Майр (1904—2005), Б. Ренш (1900—1990), Н. В. Тимофеев-Ресовский (1900—1981), Дж. Симпсон (1902—1984), Дж. Хаксли (1887—1975). Однако на самом деле в создание нового направления весьма весомый вклад внесли более тридцати биологов разных специальностей, что отмечают в своих работах и сами «отцы-основатели». Можно вспомнить таких известных ученых, как

К. Дарлингтон (1903—1981), Англия, Г. Хеберер (1901—1973), Германия, Дж. Стеббинс (1906—2000), США. Достойное место в этом ряду занимает наш соотечественник И. И. Шмальгаузен (1884—1963). Сам термин «синтетическая теория эволюции» вошел в употребление после выхода книги Дж. Хаксли «*Эволюция. Современный синтез*» (Huxley J., 1942).

С точки зрения СТЭ, **эволюция** — это процесс постепенного ненаправленного изменения частот и видов аллелей во многих локусах.

Элементарной единицей эволюционного процесса в СТЭ была признана **популяция** — изолированная группа особей одного вида, связанная общностью территории и происхождения. Этот термин был предложен В. Иоганнсеном в 1908 г. Совокупность аллелей популяции называется **генофондом,** а процессы, изменяющие генофонд, получили название элементарных эволюционных факторов. По поводу числа факторов среди эволюционистов нет единодушия. Наиболее часто в СТЭ выделяют как эволюционные факторы мутационный процесс, поток генов, дрейф генов и естественный отбор.

Мутационный процесс — процесс образования новых генетических вариантов. Исключительно важным аспектом СТЭ является положение о случайном, ненаправленном характере мутаций. Поскольку мутации — редкое событие, то они изменяют генофонд чрезвычайно медленно.

Поток генов — обмен генами между разными популяциями. Основной источник потока генов — миграции особей, которые способны изменять генофонд значительно быстрее, чем мутации. Диапазон интенсивности миграций различен. Обмен генов между популяциями может вообще отсутствовать. В таком случае мы наблюдаем **изоляцию —** важнейший фактор видообразования.

Дрейф генов — случайные изменения частот аллелей в популяции. Это понятие в генетику ввел С. Райт (Wright S., 1931). Оно служит предметом долгих дискуссий. Дрейф генов относится к явлениям, во многом обусловленным ошибкой выборки: чем меньше выборка популяции, тем больше будет ошибка выборки.

Естественный отбор — важнейший фактор эволюции в СТЭ. Кратким и удачным определением отбора может служить определение, данное И. Лернером: «*отбор — это дифференциальное воспроизведение генотипов*» (Lerner I., 1958). Данное определение подразумевает, что шансы передать свои признаки следующему поколению у разных генотипов не одинаковы. Один из основателей цитогенетики, английский генетик С. Дарлингтон (1903—1981) охарактеризовал естественный отбор как процесс переноса «*...с химического уровня мутации на биологический уровень адаптации*» (Darlington C., 1958). В СТЭ отбор рассматривается как единственный направляющий эволюционный фактор. Роль естественного отбора — это один из ключевых дискуссионных вопросов на всем протяжении истории эволюционизма после Ч. Дарвина.

Другим ключевым вопросом стал вопрос единства механизмов эволюции. В СТЭ принято различать разные уровни эволюционного процесса.

Микроэволюция — процесс адаптивного изменения популяций до возникновения новых видов. Все вышерассмотренные закономерности динамики популяций под действием эволюционных факторов разработаны именно по отношению к микроэволюции.

Макроэволюция — эволюция надвидовых таксонов. Это один из наименее разработанных разделов СТЭ, можно сказать, ее слабое место. Среди сторонников СТЭ преобладают взгляды о единстве механизмов микро- и макро-

эволюции, что во многом обусловлено представлениями «отцов-основателей» Дж. Симпсона, Б. Ренша, Дж. Хаксли. Это же относится и к пограничному явлению — видообразованию.

Видообразование — процесс образования новых видов. Оно обычно рассматривается как итог микроэволюции, но ряд эволюционистов предлагают считать видообразование самостоятельным разделом.

Таковы (в самом общем виде) основные положения синтетической теории эволюции. Ее становление, можно сказать, проходило триумфально. Середина XX в. знаменуется безраздельным господством идей СТЭ. Хотя и в это время выдвигались альтернативные теории, в целом ведущие эволюционисты проявляли редкое единодушие. Теоретические затруднения рассматривались как естественные аспекты развития науки.

Затем положение изменилось. Новые факты, порождая новые разногласия, поставили эволюционную биологию на порог третьей научной революции. Чтобы понять суть теоретических разногласий, необходимо кратко познакомиться с историей альтернативных концепций. Они возникли, как уже говорилось, почти одновременно с дарвинизмом.

2.2. Альтернативные теории эволюции

Многообразие альтернативных концепций эволюции обычно группируют в три ветви: ламаркизм, теории направленной эволюции и сальтационизм. Каждая ветвь имеет свою богатую историю. В настоящее время эти названия представляют скорее исторический интерес, поскольку все современные теории исповедуют синтетический подход. Мы рассмотрим этапы формирования каждой ветви.

В основе всех вариаций **ламаркизма** лежит принцип наследования приобретенных признаков. Большинство из этих вариаций сейчас являются достоянием истории. Из первых теорий широкую известность получила теория «психоламаркизма» американского палеонтолога Э. Копа (1840—1897), хотя на самом деле ее трудно отнести к ламаркизму, поскольку она содержит положения разных направлений. Э. Коп активно критиковал теорию естественного отбора, поддерживая как наследование приобретенных признаков, так и направленность эволюции. Он первый выдвинул версию несводимости механизмов микро- и макроэволюции. В области палеонтологии Э. Коп считался крупнейшим специалистом, открывшим ряд фундаментальных закономерностей.

Утверждение «центральной догмы» генетики как методологической основы биологии, казалось, навсегда покончило с проблемой наследования приобретенных признаков, но прогресс иммунологии и становление эпигенетики вновь вернули ее в сферу научного диспута, возродив интерес к идеям многократно похороненного ламаркизма.

Теории направленной эволюции исходят из признания у организмов предрасположенности к изменению в определенном направлении. Такие подходы начали появляться почти одновременно с теорией Ч. Дарвина, но они всегда представляли собой множество отдельных, очень разнообразных течений.

У истоков этого направления стояли такие известные ученые, как немецкий ботаник К. Нэгели (1817—1891), американский палеонтолог Г. Ф. Осборн (1857—1935), немецкий зоолог Т. Эймер (1843—1898). Т. Эймер является основателем

влиятельного учения, названного им **ортогенезом,** в рамках которого он развивал идею изначальной целесообразности в природе, отрицая как положения ламаркизма, так и естественный отбор дарвинизма в роли ведущих факторов эволюции. Многие сторонники ортогенеза стояли на виталистических позициях.

Из концепций направленной эволюции наиболее разработанной представляется теория **номогенеза** российского ихтиолога Л. С. Берга (1876—1950). Даже принципиальные противники высоко оценили эрудицию автора, глубину его аргументации, гармоничность системы (Dobzhansky Th., 1975). В настоящее время термин «номогенез» стал определяющим для всего направления.

Естественному отбору Л. С. Берг придавал второстепенное значение «сортировщика вариаций». Главную роль он отдавал другому фактору — направленной динамике эволюционных изменений (Берг Л. С., 1977). Эта динамика представляет собой реализацию закономерностей, имманентных живой природе. Таким образом, номогенез отрицает случайность эволюционных изменений и постулирует ход эволюции в определенном направлении. Такая направленность особенно наглядно, по мнению Л. С. Берга, проявляется в явлении конвергенции.

Теоретические взгляды Л. С. Берга разделял А. А. Любищев (1890—1972) — один из последних российских «биологов-энциклопедистов». Близка им и теория биогенеза российского палеонтолога Д. Н. Соболева (1872—1949). Д. Н. Соболев стремился построить таблицу, отображающую эволюционные ряды живых существ. Другой вариант подобной таблицы пытался создать палеоботаник С. В. Мейен (1935—1987). За свои попытки совместить СТЭ и номогенез он «удостоился» критики и с той, и с другой стороны.

Сальтационизм постулирует «скачкообразное» возникновение новых форм путем редких единичных мутаций. Основателем этого направления можно считать выдающегося немецкого эмбриолога Р. Гольдшмидта (1878—1958). Его классический труд «*Материальные основы эволюции*» занимает почетное место среди основополагающих научных трудов эволюционной биологии (Goldschmidt R., 1940).

Сальтационизм хорошо объясняет главную трудность дарвинизма — почти полное отсутствие промежуточных форм. В его пользу были интерпретированы открытия в области молекулярной биологии, особенно работы, показывающие роль регуляторных генов (Britten R., Davidson E., 1969). Мутации регуляторных генов действительно способны вызвать быстрые и значительные изменения (King M.-C., Wilson A., 1975).

Описанные группировки альтернативных концепций характерны для первой половины XX в. Во второй половине XX в. попытки распределить конкретных авторов по данным направлениям всегда были искусственными, поскольку в своих теоретических построениях ученые обычно использовали самые разные идеи эволюционизма.

После непродолжительного периода безраздельного господства СТЭ, с 1970-х гг. начинается новый раунд конфронтации под знаком идей синтеза. Все чаще начинают звучать утверждения, что последние открытия в области генетики, цитологии, палеонтологии не вписываются в теоретические построения СТЭ. Острой критике подверглись «редукционистские» положения СТЭ об эволюции как изменении частот аллелей в популяции, универсальной роли естественного отбора, абсолютизации адаптивности, а также игнорирование структурных и функциональных ограничений в эволюции.

Возникновение теории **прерывистого равновесия,** предложенной в 1972 г. американскими палеонтологами С. Гулдом (1941—2002) и Н. Элдриджем (Gould S., Eldredge N., 1977; Gould S., 1982), спровоцировало новый виток дискуссии. Теория имела успех и нашла многочисленных приверженцев.

Согласно модели прерывистого равновесия, эволюция представляет собой чередование резких коротких скачков, когда и происходит видообразование, с долгими периодами стабильного состояния — стазиса. Важную роль сторонники нового направления отводили разграничению механизмов микро- и макроэволюции, в очередной раз подчеркивая, что внутрипопуляционная изменчивость не ведет к видообразованию. Авторы справедливо указывали на слабый обмен генами между популяциями вида. Ключевое значение в процессе видообразования они придавали изменениям в регуляторных генах. Последующие исследования генетиков подтвердили обоснованность этого положения. В рамках теории прерывистого равновесия было разработано понятие видового отбора как одного из основных факторов макроэволюции, который характеризует баланс образующихся и вымирающих видов (Stanley S., 1979).

Почти одновременно возникают концепции «недарвиновской» эволюции, предложенные молекулярными генетиками (Оно С., 1973; Кимура М., 1985). Правда, их авторы не отвергали дарвинизм, а рассматривали свои теории как его развитие и анализ на молекулярном уровне. Теория нейтральности М. Кимуры (1924—1994) постулирует нейтральный характер большинства мутаций. Только некоторые мутации полезны или вредны, а значит, подвержены действию естественного отбора. Споры вокруг «удельного веса» нейтральных мутаций не прекращаются до сих пор.

Еще раньше английским эволюционистом В. Винн-Эдвардсом (1906—1997) была выдвинута теория **группового отбора,** согласно которой объектом отбора является группа (Wynne-Edwards V., 1962). В СТЭ таким объектом является отдельная особь. Рождение теории сопровождалось бурными дискуссиями, но она не встретила поддержки большинства эволюционистов. Интересным примером сторонников концепции группового отбора является адаптивная ценность для группы процесса старения, поскольку он ограничивает численность группы и «очищает» ее от изношенных особей.

Исходя из теории группового отбора, тем же В. Винн-Эдвардсом была предложена концепция **саморегуляции** — способности группы регулировать свою численность на оптимальном уровне (Wynne-Edwards V., 1965). Эта концепция была подхвачена противниками СТЭ как опровергающая базовый постулат дарвинизма о тенденции к безграничному размножению и борьбе за существование. Особый резонанс имела экстраполяция концепции на человеческое общество. Была проведена аналогия между нашей цивилизацией и перенаселенной колонией бактерий, в которой включаются механизмы программированной гибели отдельных особей в интересах выживания остальных (Олескин А. В., 2001).

Однако наиболее радикальные изменения взглядов в эволюционной биологии произошли в конце XX в., после открытия эпигенетических закономерностей и распространенности в природе горизонтального переноса. Организация и функционирование генетического аппарата разных организмов оказались значительно более разнообразными и сложными, чем предполагалось ранее (Голубовский М. Д., 2000). Новую остроту приобрели старые «трудные» вопросы эволюционной теории. Это проблемы направленности эволюции, роли естественного отбора, природы адаптации, причин неравномерности темпов эволю-

ции, неполноты палеонтологической летописи, вымирания крупных таксонов на границе геологических эпох и многие другие. Все эти проблемы вытекают из фундаментальных вопросов относительно механизмов макроэволюции, вызывающих острые разногласия. Не меньше споров вызывают механизмы видообразования и само понятие вида.

Кратко рассмотрим некоторые положения этих разделов эволюционной теории.

2.3. Вопросы макроэволюции и видообразования

Поскольку приспособительные изменения популяций (микроэволюция) разительно отличаются от картины разнообразия органического мира (макроэволюция), постоянно идет спор о наличии в макроэволюционных процессах особых факторов, не обнаруживаемых на микроэволюционном уровне. Именно взгляды на макроэволюцию изначально разграничивали конфликтующие стороны в эволюционной биологии. Среди эволюционистов, разделяющих положения СТЭ, преобладают взгляды о единстве механизмов микро- и макроэволюции. В лагере сторонников особых механизмов макроэволюции находятся практически все приверженцы альтернативных концепций. Однако ни одному направлению не удалось создать общепринятую теорию, связав воедино широкий круг вопросов.

Наиболее долгую историю среди вопросов макроэволюции имеет проблема взаимоотношения **онтогенеза** (индивидуального развития) и **филогенеза.**

Филогенез — историческое преобразование организмов (точнее, линия развития данного типа организации). О филогенезе таксона приходится судить на основании реконструкций изменений отдельных признаков. Поскольку филогенез крупных таксонов занимает десятки миллионов лет, экстраполяции столь продолжительных этапов неизбежно сопряжены с погрешностью.

Взаимоотношение филогенеза и онтогенеза было предметом самого пристального изучения в истории биологии. Можно отметить закон «лестницы существ» Ш. Боне (1720—1793), «теорию параллелизма» И. Меккеля (1781—1833), «закон зародышевого сходства» К. Бэра (1792—1876). Современные исследования в области генетики показали, что фенотип в ходе онтогенеза не строго детерминирован генетической программой развития. Почти в любом онтогенезе можно наблюдать возможность выбора путей. Сами морфогенетические пути представляют собой каскады индукционных взаимодействий. Хотя они исключительно устойчивы, изменения возможны на любой стадии развития. Чем на более ранней стадии онтогенеза возникают какие-либо изменения, тем больший фенотипический эффект мы наблюдаем. Конечно, при этом возрастает вероятность того, что такие изменения вызовут нарушения онтогенеза и образование нежизнеспособных зародышей. Зато в тех случаях, когда потомство оказывается жизнеспособным, возможны макроэволюционные события (Рэфф Р., Кофмен Т., 1986). Это положение имеет особое значение для формирования современных представлений об эволюционном процессе, и мы к нему еще вернемся.

Основной путь эволюционных преобразований в онтогенезе основан на явлении **гетерохронии.** Гетерохрония — это изменение относительных сроков развития. Все явления гетерохронии связаны с диссоциацией между скоростями

развития соматических признаков и гонад. На этих принципах можно выделить два главных эволюционных следствия гетерохронии.

В первом случае у взрослых особей сохраняются признаки ранних стадий развития предков. Это явления **педоморфоза** и **неотении.**

Во втором случае признак взрослой предковой формы становится ювенильным признаком потомков. Это явления **акселерации** и **гиперморфоза.**

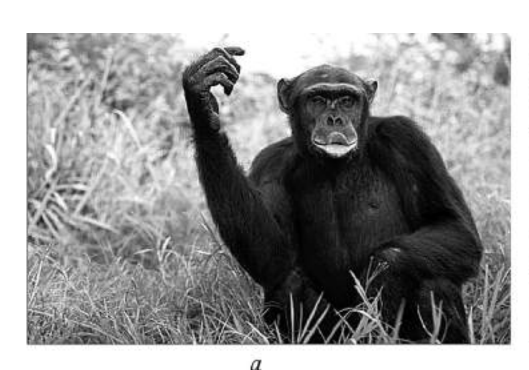
Разновидности внутри направлений выделяют исходя из основной области изменения скорости. Возможны как изменение скорости развития соматического признака при неизменной скорости развития гонад, так и, наоборот, изменение скорости развития гонад при неизменной скорости развития соматического признака. Часто эти разновидности понимают как синонимы, поскольку разграничить их трудно.

Гиперморфоз — обычный механизм увеличения размеров в эволюционном ряду. Общеизвестными примерами служат гигантские динозавры, третичные млекопитающие, современные киты, растение секвойя. Гиперморфозом объясняется и переразвитие отдельных органов, вроде клыков саблезубых тигров и бивней мамонта. Это явление нам придется вспомнить при анализе эволюции психики человека.

Классическим примером неотении служит излюбленный объект лабораторных исследований — *аксолотль.* Неотения и педоморфоз — это магистральные пути эволюции многих групп, в том числе и высокоорганизованных: травянистых растений, насекомых и человека.

В новом свете в современной биологии развития представляется старая проблема определенных «планов строения» в пределах систематических групп на протяжении эволюции. Их стабильность все больше привлекает внимание исследователей и начинает получать строго научные обоснования на базе генетических закономерностей.

Общность планов строения обусловливает явление **гомологии** — фундаментального понятия современной биологии. Это понятие было введено английским палеонтологом Р. Оуэном (1804—1892). Гомологичные органы — это органы, развивающиеся из сходных зачатков, другими словами, «*занимающие одинаковые места у видов, с одинаковым планом строения*» (Белоусов Л. В., 2005). Хотя рука обезьяны и крыло летучей мыши не похожи друг на друга, они являются органами гомологичными (рис. 2.1).

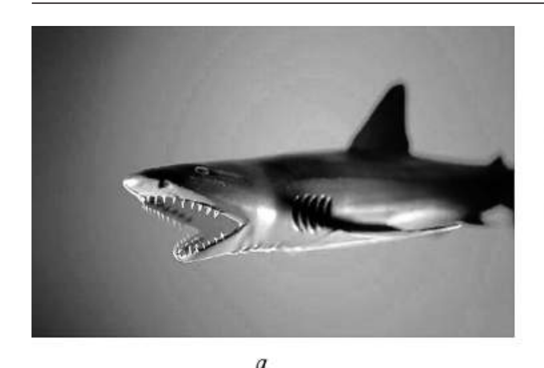


а



б

Рис. 2.1. Примеры гомологичных органов:
а — рука обезьяны; *б* — крыло летучей мыши



а



б

Рис. 2.2. Примеры конвергенции:
а — форма тела акулы; *б* — форма тела дельфина

Возникновение в процессе эволюции сходных черт организации у неродственных групп организмов получило название **конвергенции** или **параллелизма.** В СТЭ конвергенция объясняется тем, что в одних и тех же условиях среды отбор вырабатывает сходные приспособления (рис. 2.2). Примеры конвергенции можно найти практически во всех эволюционных рядах, в том числе и в эволюции человека. Это явление оказалось важным аспектом дискуссий эволюционистов.

Одним из самых веских аргументов приверженцев направленной эволюции служило явление **преадаптации.** Преадаптация — это изменения, адаптивно реализуемые не у того организма, в котором они возникли, а у его потомков (иногда весьма отдаленных). Автором теории преадаптации был французский генетик Л. Кено (1866—1951) — убежденный сторонник направленной эволюции. Он проводил резкую границу между явлениями микро- и макроэволюции. Проблему преадаптации мы рассмотрим чуть ниже.

Неразрывно связаны с вопросами макроэволюции проблемы определения вида и механизмов видообразования, которые и сейчас представляют собой сложнейшую проблему. Невозможно изучать видообразование, не имея определения вида и критериев его выделения. Однако общепринятого определения вида нет, хотя существуют десятки концепций. Представления о том, что такое вид, менялись в истории биологии неоднократно.

Первым сформулировал представление о виде как особой категории английский естествоиспытатель Д. Рэй (1627—1705) еще в далеком 1683 г., и с тех пор споры по этой проблеме не утихают. Ж.-Б. Ламарк поставил перед биологией знаменитую дилемму: «*либо виды без эволюции, либо эволюция без видов...*». Аналогичные мысли высказывал и сам Ч. Дарвин*: «Термин „вид“ я считаю совершенно произвольным, надуманным...».*

В последующем развитии эволюционной биологии понятие вида становится одним из фундаментальных, хотя споры вокруг него не прекращаются по сей день. В СТЭ наибольшее признание получила концепция американского эволюциониста Э. Майра (1904—2005). Он дает определение вида как «*группы скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других групп*» (Майр Э., 1968). Под репродуктивной изоляцией подразумевается нескрещиваемость именно в природе — в экспериментальных условиях иногда возможна

межвидовая и даже межродовая гибридизация. Поэтому решающим критерием служит не принципиальная невозможность межвидового скрещивания, а наличие природных изолирующих условий, исключающих (или резко уменьшающих) эту возможность. Изоляция служит решающей предпосылкой для процесса видообразования (Майр Э., 1974). Поскольку существует несколько видов изолирующих механизмов, в СТЭ выделяют несколько способов видообразования.

Разработанная в СТЭ совокупность критериев вида не всегда применима на практике, поэтому в каждом конкретном случае приходится пользоваться только доступными критериями. Кроме того, формирование генетической изоляции как итога видообразования является долгим процессом, который сопровождается прогрессивным уменьшением обмена генов между популяциями. Неясно, насколько малым может быть этот обмен генами, чтобы говорить о наличии генетической изоляции, какие популяции уже можно считать отдельными видами, а какие — еще входящими в один вид. Все это открывает широкие возможности для субъективизма. Неудивительно, что стали столь популярны поиски особых механизмов видообразования в разных теоретических подходах, отделение этих механизмов от внутрипопуляционных процессов, интерес к версии сальтационизма.

Таким образом, к концу XX в. эволюционная биология вновь оказалась захвачена борьбой мнений. Хотя необходимо напомнить, что эволюционизм никогда не был однородным течением. Иногда казалось, что дискуссии по данному вопросу закончились, но вот в каком-либо разделе биологии появлялись неожиданные результаты, и «побежденная» теория вновь возрождалась. Как писал известный российский антрополог В. П. Алексеев, «*...вряд ли где еще сталкиваются столь противоречивые мнения, и столкновения бывают столь остры*» (Алексеев В. П., 1984).

Что ждет эволюционную биологию дальше?

2.4. Конфронтация или новый синтез?

Наиболее оправданной позицией многим эволюционистам уже давно представлялся синтез положений СТЭ с концепциями направленной эволюции и сальтационизма на основе достижений генетики. Разные авторы говорили, что пора переходить от противостояния к синтезу идей, что разные подходы не отрицают, а взаимно дополняют друг друга (Алексеев В. П., 1984). Однако перспективы «нового синтеза» к началу XXI в. были весьма неоднозначными.

Многие сторонники СТЭ категорично заявляют, что эта теория уже давно доказала свою жизнеспособность, а последние открытия генетики можно аккумулировать без радикальных теоретических изменений. И добавляют, что сложные моменты не являются для теории непреодолимыми, а просто целенаправленно раздуваются в прессе ее противниками. Американский эволюционист Д. Деннет писал: «*Идеи Ч. Дарвина наглядно доказали свою мощь*» (Dennett D., 1995).

Сторонники альтернативных теорий, наоборот, непрерывно констатировали как свершившийся факт «смерть дарвинизма». Стало модным принижать роль Ч. Дарвина как ученого, доказывать, что он тенденциозно «подбирал факты» под свою «кабинетную» теорию, преподносить его как заурядную личность. Успех дарвинизма в XIX в. стали объяснять «удачным моментом», падением

уровня религиозности в обществе. Наглядный пример сказанному мы находим в работах Ю. В. Чайковского: «*Научное сообщество переходит к новому видению явлений не тогда, когда публикуется решающий факт, а тогда, когда оно готово принять объясняющую его теорию... В истории науки в качестве первопроходцев запоминаются не те, кто сказал нечто новое, а те, кто был впервые услышан обществом*» (Чайковский Ю. В., 2006). Приверженцам СТЭ ставится в упрек игнорирование «неудобных» фактов, догматизация своих постулатов.

В таких условиях говорить о скором синтезе было весьма сложно. Если принятие идей сальтационизма все-таки ощущалось у многих сторонников СТЭ, рассматривающих «сальтации» как крайние случаи единого спектра, то диспуты вокруг проблемы направленной эволюции проходили более болезненно. Характерно высказывание одного из крупнейших российских биологов, убежденного дарвиниста Ю. И. Полянского (1904—1993): «*Неоднократно приходится слышать призывы к „синтезу“ финалистических концепций эволюции с классическим дарвинизмом. Такой синтез никогда не может быть осуществлен, ибо в основе этих двух концепций лежат противоположные мировоззрения. Вся история науки и философии учит, что из эклектического объединения взаимоисключающих концепций ничего ценного получиться не может*» (Полянский Ю. И., 1988). Автор даже взял слово «синтез» в кавычки.

Более «мягкую» позицию занял один из «отцов-основателей» СТЭ Дж. Симпсон (1902—1984). Он попытался подойти к антидарвинистским теориям в поисках «рационального зерна», рассмотрев с позиций СТЭ проблему преадаптации (которая была «козырной картой» сторонников направленной эволюции). Под преадаптацией Дж. Симпсон предлагал понимать нейтральные признаки предковой формы, которые, возникнув случайно, оказались полезными в новой адаптивной зоне. Свою версию, которая получила поддержку у многих эволюционистов, Дж. Симпсон назвал **квантовой эволюцией** (Симпсон Дж., 1948). Эта же теория стала ответом СТЭ сальтационизму, рассматривая «скачки» в палеонтологической летописи как феномен быстрой эволюции, обусловленной интенсивностью отбора.

Теория квантовой эволюции в рамках СТЭ активно разрабатывалась другими эволюционистами, которые выдвигали разнообразные ее варианты: квантовое видообразование (В. Грант), генетическая революция (Э. Майр), катастрофический отбор (Г. Льюис). Излюбленным примером такого подхода служит преобразование передней конечности в крыло у летучих мышей. Хотя Дж. Симпсон выступал против признания принципиальных различий механизмов микро- и макроэволюции, его теорию квантовой эволюции многие дарвинисты рассматривали как поддержку этих различий.

Дж. Симпсон также не отказывался от резких выпадов в адрес противников. Так, рассматривая случаи, свидетельствующие в пользу направленной эволюции, он говорил, что эта направленность объясняется адаптивно направленным отбором и «*прямолинейностью ума ученых*», а не тенденцией природы.

Проблема направленности эволюции столь важна для разработки эволюционной теории, что на ней необходимо остановиться подробнее.

СТЭ исходит из представлений о случайности мутаций — это один из важнейших ее постулатов. Однако многие факты говорят об обратном. Более того, в настоящее время некоторые авторы считают, что именно постулат случайности является самым слабым местом СТЭ.

Закономерный характер эволюционных преобразований демонстрирует принцип параллелизма. Он гласит, что функционально-аналогичные структуры (даже разных источников разных животных) часто эволюционируют в одном направлении. Классическими примерами служат проявления параллельных рядов форм разных групп млекопитающих на изолированных континентах, закон гомологичных рядов наследственной изменчивости растений Н. И. Вавилова (1887—1943), примеры эволюционной гистологии.

Можно даже заметить, что чем более радикальный ароморфоз мы наблюдаем, тем более широким веером групп он «апробируется» эволюцией, хотя в конце часто остается только один вариант. Это относится и к таким событиям, как возникновение амфибий, птиц, млекопитающих (Марков А., 2010). Безусловно, не является исключением и направление, ведущее к «носителям разума», которое мы рассмотрим в дальнейшем. Такие случаи сложно интерпретировать классическим объяснением СТЭ как схожесть отбора в сходной среде. С явлением параллелизма мы будем еще неоднократно встречаться на последующих страницах.

Для эволюционной биологии принципиальное значение имеет тот факт, что бесконечные генетические вариации реализуются только в пределах устоявшегося в ходе эволюции плана строения (Белоусов Л. В., 2005). Поэтому, сколь ни велик элемент случайности в эволюции, результаты эволюционного процесса достаточно закономерны. Направленный характер эволюционных изменений может быть обусловлен (без призыва на помощь витализма) сложностью взаимосвязи огромного числа составляющих, формирующих организм. Организм — целостная система, поэтому любые изменения обычно затрагивают все ее составляющие. Подавляющее большинство изменений для организма неприемлемо и сразу отсекается отбором. Причем чем более специализирован вид, тем меньше у него возможностей для эволюционных изменений. Такая ограниченность и придает эволюции определенную направленность.

Этот аспект эволюции в очередной раз демонстрирует взаимосвязь механизмов филогенеза и онтогенеза. Известно, что хотя в онтогенезе имеется выбор различных путей развития, число возможных направлений онтогенеза ограничено. Такую направленность онтогенеза известный английский эмбриолог К. Уоддингтон (1905—1975) назвал **канализацией развития** (Уоддингтон К., 1964). С точки зрения современной генетики, направленность развития определяется относительно небольшим числом регуляторных генов, выполняющих функции «переключателей». Такие гены контролируют срок тех или иных событий онтогенеза либо делают выбор возможных путей развития. Особенно наглядным примером этого положения могут служить различные касты общественных насекомых, имеющих одинаковый геном, но резко различающихся по своей морфологии.

Чем более раннюю стадию онтогенеза контролирует регуляторный ген, тем больший «каскад» взаимосвязанных процессов следует за ним, тем больший фенотипический эффект можно ожидать при его мутации. В случае появления жизнеспособного потомства возможны резкие филогенетические изменения в духе сальтационизма. Регуляторные гены прежних функций весьма консервативны, поэтому они могут долго сохраняться в геноме. В результате мутаций возможно восстановление старого типа развития, что подтвердили эксперименты по реактивации генов образования зубов у курицы (Рэфф Р., Кофмен Т., 1986). Оказалось, что геномы птиц до сих пор содержат генетическую информа-

цию, необходимую для морфогенеза зубов, несмотря на то что последние зубатые птицы вымерли более 60 млн лет назад.

Предположение о ведущей роли в морфологической эволюции регуляторных, а не структурных генов было наглядно показано в работах группы А. Вильсона (Wilson A. [et al.], 1977). Но такой взгляд на эволюционный процесс заставляет признать обоснованными некоторые положения теорий «направленной» и «прерывистой» эволюции.

Вот что пишет ведущий российский специалист в области генетики развития Л. И. Корочкин: «*Процесс онтогенеза не случаен. Он протекает направленно от стадии к стадии... Отчего же эволюция должна основываться на случайных мутациях и идти неведомо куда?.. Просматривая внимательно различные эволюционные ряды, у представителей которых имеются сходные структурные образования, можно увидеть наличие как бы предопределенного, генетически „запрограммированного“ в самой структуре ДНК филогенеза...*» (Корочкин Л. И., 2002, с. 239).

Формирование нового регуляторного эффекта, когда в организме уже есть «заготовки», хорошо объясняет феномен преадаптации. Так, у губок уже есть белки, участвующие в образовании синапса, хотя еще нет нервной системы. Вероятно, эти белки участвуют в простой межклеточной коммуникации, что позволяет эволюции формировать синаптические контакты не на пустом месте. Эволюция создает новое из того, что есть «под рукой» (Марков А., 2010). На работу регуляторных генов, в свою очередь, влияют хромосомные перестройки (инверсии, транслокации) и внедрение транспозонов.

Не менее болезненно проходило в СТЭ рассмотрение положений, традиционно приписываемых ламаркизму. Некоторые из этих положений нашли подтверждения в открытиях иммунологов. Взаимосвязь эволюционных и иммунологических закономерностей впервые рассмотрел французский эмбриолог П. Вентребер (1867—1966), который был убежденным сторонником Ламарка. Интересно, что свой основополагающий труд «Живое — творец эволюции» П. Вентребер подготовил уже в возрасте 95 лет!

Иммунология в последнее время активно заявляет о себе построением новых моделей эволюции. Наука, которая возникла как прикладная область медицинской направленности, приобретает все большее общетеоретическое значение. Некоторые авторы, подчеркивая ее роль, уже поспешили назвать иммунологию новой «королевой» биологических наук (Чайковский Ю. В., 2006). Наиболее известная книга, посвященная взаимоотношению иммунологии и эволюции, называется «Что, если Ламарк прав?». Авторы допускают возможность передачи приобретенной информации половым клеткам при помощи ретротранспозонов (Стил Э. [и др.], 2002). В иммунологии также продемонстрированы убедительные доказательства версии направленной эволюции.

Рождение эпигенетики еще более изменило наши представления о наследственности, что было проанализировано в предыдущей главе. Современный взгляд на модификации показывает их обусловленность параметрами транскрипционных сетей. Сдвиг этих параметров может выражаться в феномене длительных модификаций, которые сохраняются при возвращении организма к исходным условиям внешней среды. Вероятно, транскрипционная сеть представляет собой самовоспроизводящуюся систему при делении клетки, хотя конкретный механизм этого процесса еще непонятен (Шаталкин А. И., 2009).

Споры вокруг проблемы видообразования поставили не менее важный вопрос об уровнях эволюции. Сторонники теории прерывистого равновесия выде-

ляют три уровня эволюции: микроэволюция, видообразование и макроэволюция. Такое положение нашло поддержку и среди некоторых последователей СТЭ (Грант В., 1980; Старобогатов Я. И., 1988). Однако есть и другие взгляды.

Число выделяемых уровней неразрывно связано с другой ключевой проблемой эволюционной биологии — проблемой факторов эволюции. Активное изучение в последнее время горизонтального переноса, экологических закономерностей, эпигенетики, феномена симбиогенеза, широкое внедрение в биологию системного подхода, синергетики вызвали новый виток дискуссий по этой давней проблеме.

Противники СТЭ постоянно отмечали ложность веры во всемогущество естественного отбора как главного и направляющего фактора эволюции. Накапливалось все больше данных, демонстрирующих неадаптивность многих эволюционных изменений. Так, уже давно отмечена эволюционная тенденция к сохранению генетического разнообразия вида даже в ущерб адаптивности. Тема «странностей эволюции» стала излюбленным сюжетом научно-популярных книг. Не преувеличивалась ли роль естественного отбора последователями Ч. Дарвина? Часто особый интерес к одному фактору ведет к тому, что остаются без внимания другие аспекты.

Биологические механизмы саморегуляции, рассмотренные еще В. Винн-Эдвардсом, находят теоретическое обоснование в современных концепциях синергетики. Они также дают веские аргументы против главенствующей роли естественного отбора, постулируемой в СТЭ. По всей видимости, нам известны далеко не все факторы эволюции. Не исключено, что чем выше уровень перенаселенности, тем меньше роль естественного отбора. В действие вступают другие факторы. Этот момент имеет принципиальное значение для будущего цивилизации. Человек, исключив фактор естественного отбора в своей жизни, отнюдь не обезопасил себя. К этому вопросу мы еще вернемся в главе, посвященной социальному поведению.

Не утихают споры вокруг проблемы горизонтального переноса. Некоторые авторы уже давно объявили его главным фактором эволюции (Кордюм В. А., 1982). Сторонники СТЭ, наоборот, долго не придавали горизонтальному переносу большого значения. Однако углубление наших знаний о структуре генома все более убеждает ученых в распространенности этого явления, особенно на первых этапах эволюции. Если ключевая роль горизонтального переноса в эволюции эукариот будет окончательно доказана, то нас ждет радикальный пересмотр многих положений эволюционной биологии и систематики.

Не закрыт вопрос об эволюции самих эволюционных факторов. Являются ли они одинаковыми для всех царств живой природы? Оставались они неизменными с момента возникновения жизни или изменялись? Если изменялись, то как проходила «эволюция эволюции»? Идея многоуровневой эволюции поставила новый вопрос: возможно ли в принципе создать единую теорию эволюции с общими закономерностями? Не протекает ли она специфически на каждом уровне организации жизни? По этим вопросам в науке пока нет единого мнения.

Фундаментальные разработки в современной генетике не могли не отразиться на мировоззрении эволюционистов. Конфронтация сторонников и противников СТЭ исчезает. Все ощущают приближение новой парадигмы. Однако разногласия остаются.

2.5. Эволюционная биология и систематика

Теоретические положения эволюционной биологии имеют основополагающее значение для принципов систематики. Вне систематики нет биологии. Без учета систематики не может рассматриваться ни одна биологическая проблема, в том числе и проблема поведения. Систематика — самая «синтетическая» из биологических дисциплин, поскольку для своих задач она использует данные всех областей биологии.

Для систематизации огромного числа живых существ в биологии используются систематические категории, или **таксоны.** Они составляют свою иерархию соподчинения, где таксоны более низкого ранга входят в состав таксонов более высокого ранга. В настоящее время используются следующие основные таксоны:

1. Царство.
2. Тип.
3. Класс.
4. Отряд.
5. Семейство.
6. Род.
7. Вид.

В случае необходимости применяются многочисленные дополнительные таксоны — подтип, надкласс, подотряд и т. п.

Название всех живых организмов дается по принципу **бинарной номенклатуры.** Ее сущность заключается в двойном наименовании на латинском языке. Первое слово обозначает родовое название, второе — видовое:

Homo sapiens — человек.
Drosophila melanogaster — дрозофила.
Bos Taurus — бык.
Pantera tigris — тигр.
Pantera leo — лев.
Viola rostata — фиалка.

Самый сложный вопрос систематики — на каких принципах строить систему? Этот вопрос проходит через всю историю науки. Как сказал известный английский нейрофизиолог С. Роуз: *«Ничто в науке не вызывает столько споров, как попытки классифицировать и упорядочить мир наблюдаемых явлений. Со времени К. Линнея, создавшего первую классификацию живых организмов, не прекращаются раздоры между систематиками»* (Роуз С., 1995).

Современная систематика стремится отражать филогению (эволюционное родство) организмов. Подход к систематике, основанный на принципе филогении, получил название **кладизма.** Кладизм имеет свои ограничения, поэтому реальная систематика не всегда строго выдерживает его положения. Необходимо отметить, что есть и другие подходы к систематике.

В эволюционной систематике сложилась своя специфическая терминология, в которой принципиальное значение имеют понятия **монофилии** и **полифилии.** Монофилия подразумевает наличие одного, общего для всех членов таксона, предка. Полифилия подразумевает, что в таксон не включен общий предок для всех членов таксона. Строго филогенетическая система не должна включать полифилических таксонов.

Бурное развитие в 1970-е гг. молекулярной генетики радикально изменило методологию систематики. Все большее значение в ней стали приобретать гене-

тические подходы, одновременно уменьшая «удельный вес» морфологии. Тогда же рождается новое направление, основанное на анализе сходства нуклеотидного состава геномов разных организмов, — **геносистематика.**

Геносистематика быстро становится ведущим методом определения филогенетического родства. Однако дальнейшее углубление наших знаний показало, что она также имеет свои ограничения. Постулируемая в концепции «молекулярных часов» равновероятность мутаций, позволяющая определить время дивергенции, не соответствует действительности: «молекулярные часы» далеко не всегда «точны». Поскольку в геномах обычно имеются локусы с разной частотой мутирования, метод сохраняет свою достоверность лишь для особо консервативных участков. Такому критерию отвечают гены р-РНК, которые отличаются значительным консерватизмом и изменяются в ходе эволюции примерно с одинаковой скоростью у разных организмов. Анализ генов р-РНК занял важное место в филогенетических построениях, особенно в мегасистематике — систематике высших таксонов (типов, царств).

Принципиальное значение при построении филогенетического древа получил анализ роли регуляторных генов. Регуляторные гены контролируют деятельность структурных генов и способны по-разному влиять на скорость эволюции таксона. Именно они в наибольшей степени изменяют скорость эволюции, осложняя анализ филогении. Причем регуляторные области всегда характеризуются особо большой консервативностью, поэтому в них обычно происходили не мутационные изменения, а добавление новых областей, что обусловливало «регуляцию регуляции». Важная роль в возникновении новых регуляторных последовательностей отводится сейчас транспозонам.

Какой ранг можно присвоить носителям резких изменений? Учет скорости эволюции при построении системы неизбежно повлечет за собой отход от принципов кладизма. Неожиданную остроту этот вопрос приобрел в систематике приматов и определении места человека в системе. Кроме того, в анализе филогении человека, как в фокусе, проявились многие проблемы эволюционной систематики.

2.6. Место человека в системе живой природы

Человек, естественно, имеет свою «прописку» в филогенетическом древе живой природы, где он относится к отряду приматов **(*Primates*)** класса млекопитающих **(*Mammalia*).** Чтобы понять систематическое положение человека, необходимо представлять филогенетические взаимоотношения различных групп этого отряда.

Направление, ведущее к отряду приматов, выделилось в классе млекопитающих еще в мезозойскую эру, около 70 млн лет назад, являясь одним из древнейших. Уже в то время наметилась магистральная линия их эволюции — прогрессирующее развитие головного мозга, хватательная конечность, доминирование зрительной сенсорной системы. В основании направления находятся насекомоядные существа величиной с крысу. Именно им суждено было в своей эволюции привести к появлению человека, который затем назовет сам себя «венцом творения».

Современный отряд ***Primates*** делится на два подотряда: ***Prosimia*** (полуобезьяны) и ***Simia*** (обезьяны). Следует учитывать, что в родословной приматов имеются полностью вымершие подотряды.

Полуобезьяны появились свыше 55 млн лет назад. В настоящее время к ним относятся пять семейств: лемуры, долгопяты, лори, индри, руконожки, но много семейств вымерло.

Приматы, относящиеся к современному подотряду обезьян, появились на Земле около 40 млн лет назад. В настоящее время сюда входят разнообразные представители — от очень мелких до весьма крупных, которые делятся на три надсемейства:

1) н/сем. *Ceboidea* — широконосые;
2) н/сем. *Cercopithecoidea* — мартышкообразные;
3) н/сем. *Anthropoidea* — человекообразные.

Все обезьяны имеют много общих черт, из которых наиболее важными являются относительно крупный головной мозг, обычно с большим числом борозд, стереоскопическое зрение, сложное поведение. Они весьма похожи по структуре кариотипа. Число зубов у большинства видов равно 32. У самок только одна пара молочных желез.

Мы рассмотрим проблемы систематики последнего надсемейства, к которому принадлежит человек. Особо подчеркнем, что не стоит считать всех представителей этой группы «самыми прогрессивными». Про относительность понятия прогресса скажем чуть позже, а пока напомним, что эволюция обычно проводит свои «эксперименты» не в одном варианте, а веером. Формирование развитого мышления не было прерогативой человекообразных. Из ныне живущих видов мы можем наблюдать представителей с отличными способностями и среди широконосых (*капуцины*), и среди мартышкообразных (*павианы*) обезьян.

В традиционном варианте н/сем. *Anthropoidea* состоит из трех семейств: гиббоны, понгиды, гоминиды. Человек составляет единственный современный вид гоминид, а к понгидам обычно относят *орангутана, шимпанзе, бонобо* и *гориллу*. Ранее уже рассматривались доводы сторонников объединения понгид и гоминид в одно семейство (Курчанов Н. А., 2007). В настоящее время «объединительная» тенденция систематиков усилилась, хотя нельзя сказать, что вопрос прояснился. Кратко рассмотрим ее суть.

Направление, ведущее к человекообразным обезьянам, сформировалось около 22—25 млн лет назад. Начало этой линии эволюции заложили представители вымершей группы дриопитеков. 10—16 млн лет назад дриопитеки занимали обширную территорию в Европе, Азии и Африке, образуя многочисленные роды и виды. В основном это были небольшие представители, но известны и крупные формы, размером с гориллу (например, *Dryopithecus maior*).

Среди предков ныне живущих человекообразных обезьян раньше всех разошлись линии человека и гиббона (18—20 млн лет назад), позже всех — линии человека и шимпанзе (около 7 млн лет назад, но некоторые ученые считают, что еще позднее).

Дискуссии по поводу систематического положения человека приобрели неожиданно острый резонанс. Данные молекулярно-генетических исследований показали исключительно тесную филогенетическую близость человека, шимпанзе и гориллы. Так, сравнительный анализ геномов человека и шимпанзе демонстрирует гомологию до 99 %. Такие же результаты получаются при анализе

аминокислотного состава белков. Человек, горилла, шимпанзе чрезвычайно близки по особенностям онтогенеза, биохимии, группам крови, строению мозга.

Впечатляющими явились этологические исследования, продемонстрировавшие схожесть моделей поведения человека и его ближайших «родственников». Как пишет наш приматолог Э. П. Фридман, сходство биологических признаков человека и обезьян способно вызвать «*мистический трепет*» (Фридман Э. П., 1985). Особенно большое поведенческое сходство человека и высших обезьян отмечается в раннем возрасте. Новые данные, показывающие невероятную сложность поведения и интеллекта высших обезьян, будут подробно рассмотрены нами далее.

Все эти факты для многих систематиков послужили основанием к объединению человека и понгид в одно семейство. Тогда н/сем. ***Anthropoidea*** включает в себя 2 семейства:

1) сем. *Hylobatidae* — гиббоновые;

2) сем. *Hominidae* — гоминиды.

Некоторые систематики пошли еще дальше и даже включили человека, бонобо, шимпанзе и гориллу в один род. Столь радикальный пересмотр систематического положения человекообразных обезьян может породить множество этических и юридических проблем. Включение других представителей в род *Homo* (человек!) неминуемо заставляет признать за ними права личности. Проблема эта оказалась несколько неожиданной для человечества.

Споры по поводу систематического положения человека не утихают. Давно уже превалирует точка зрения, согласно которой в основе быстрой дивергенции предков человека от остальных антропоидов лежат изменения регуляторных генов (King M.-C., Wilson A., 1975). Однако поразительное сходство геномов человека и антропоидов первоначально, можно сказать, шокировало ученых. Только расширение числа видов с расшифрованным геномом, похоже, начинает прояснять ситуацию.

Все царство животных оказалось генетически более однородным, чем можно было предположить, глядя на его поразительное морфологическое разнообразие. Возможности регуляторных генов оказались еще шире, чем думали. Особенно наглядно это было продемонстрировано после прочтения в 2007 г. генома опоссума рода *Monodelphis.* Опоссум — самый примитивный представитель сумчатых млекопитающих. Несмотря на обилие архаичных черт, указывающих на древность его происхождения, геном опоссума имеет на удивление мало отличий от генома человека. За 180 млн лет, когда разошлись их филогенетические ветви, все изменения коснулись практически только регуляторных областей (Марков А., 2010). Природа в очередной раз «посоветовала» человеку не спешить с выводами из своих наблюдений.

Но какое же место в классификации мы определим для человека? Вероятно, всех ныне живущих человекообразных, кроме гиббонов, следует рассматривать в рамках единого семейства ***Hominidae.*** Деление этого семейства на подсемейства и рода представляет собой чрезвычайно запутанный вопрос, учитывая обилие вымерших форм неясного ранга, поэтому мы его касаться не будем. Термин «понгиды», в ранге подсемейства, из ныне живущих видов лучше оставить для одного *орангутана.*

Дивергенция между человеком, вымершими австралопитеками и антропоидами, безусловно, не ниже уровня рода при любых подходах к систематике. Важным фактом дивергенции может служить нескрещиваемость человека и че-

ловекообразных обезьян. У других обезьян в неволе получены не только межвидовые, но и межродовые гибриды. Еще в 1949 г. в Сухумском питомнике получен гибрид гамадрила и макаки. Гибрид был вполне жизнеспособный и совмещал признаки отца и матери (Нестурх М. Ф., 1970). Однако между человеком и человекообразными обезьянами не зарегистрированы гибриды даже на уровне эмбриогенеза.

Необходимо добавить, что последние находки предков человека возрастом более 6 млн лет поставили под сомнение и точность молекулярно-генетической датировки дивергенции внутри надсемейства, и многие гипотетические построения, представленные ранее разными авторами, еще больше осложнив анализ филогенеза приматов.

Интригующей загадкой остается, даже учитывая последние данные о возможностях регуляторных генов, резкое отличие друг от друга человека и человекообразных обезьян в плане морфологии. Доктор зоологии Стокгольмского университета, автор прекрасных книг и кинофильмов о живой природе Ян Линдблад (1932—1987) свою последнюю книгу посвятил вопросам антропогенеза. В ней автор очень четко выделяет ключевые морфологические отличия человека и обезьян (Линдблад Я., 1991). Резко выражен у человека, в отличие от обезьян, и половой диморфизм.

Для объяснения эволюционного пути формирования этих особенностей в 1926 г. была предложена гипотеза голландского ученого Луи Болька (1866—1930) об эволюции человека путем неотении. Согласно этой гипотезе, многие морфологические особенности человека — это результат сохранения у взрослой особи признаков, характерных для неполовозрелых форм наших обезьяньих предков. Такими признаками у человека служат форма черепа, наличие шапки волос на голове и отсутствие волос на теле (как у новорожденного шимпанзе).

Замечена большая частота педоморфоза или неотении в группах с развитым социальным поведением. Это наблюдение легло в основу предположения, что ювенильные черты связаны с социальностью, поскольку облегчают распознавание ранга отдельной особи, уменьшают конфликтные столкновения в группе, усиливают заботу о потомстве, увеличивают стабильность сообщества (Рэфф Р., Кофмен Т., 1986). Все эти качества имели большое значение в социальной эволюции человека. Особо следует отметить любознательность, также характерную для детенышей млекопитающих и сыгравшую важную роль в эволюции психики человека. Неотенией можно объяснить и развитие мозга у человека. Мозг новорожденного ребенка остается в значительной степени недоразвитым по сравнению с мозгом шимпанзе, выполняя только часть своих функций.

Настороженно встреченная вначале, теория Болька в настоящее время благосклонно принимается большинством эволюционистов.

Но чем обусловлена такая направленность морфогенеза? Как с эволюционной точки зрения интерпретировать переход к прямохождению, исчезновение волос на теле, нетипичное для обезьян распределение жировой ткани, стремительное увеличение размеров головного мозга и многие другие морфологические отличия человека? В антропологии для объяснения этих отличий выдвигалось множество гипотез (Курчанов Н. А., 2007). Хотелось бы только напомнить об интересной гипотезе «водяной обезьяны», выдвинутой в 1960 г. английским биологом Элистером Харди (1896—1985), хотя она не разделяется многими антропологами. Активным ее сторонником и пропагандистом был Ян Линдблад.

Гипотеза «водяной обезьяны» гласит, что у предков человека был продолжительный период полуводного существования на побережьях рек и озер. Она на удивление хорошо объясняет весь комплекс морфологических особенностей человека. Прямохождение, чувствительность и ловкость пальцев рук, форма носа, отсутствие волосяного покрова, уменьшение размеров зубов (переход на всеядность, ловля подводных организмов), формирование слоя жировой ткани и женских молочных желез (теплоизоляция), длинные волосы на голове (защита от солнца и «страховка» для малышей), увеличение размеров половых органов (преодоление водного барьера оплодотворения) — все находит свое логичное объяснение. В пользу «водной гипотезы» говорят и плавательные способности младенцев, уникальные для приматов.

Конечно, эта гипотеза имеет свои слабые места, самое уязвимое из которых — ее умозрительность, отсутствие вещественных доказательств. Когда наш предок прошел «водное крещение»? Как оно согласуется с последними молекулярно-генетическими данными, резко уменьшившими срок эволюционного расхождения человека и шимпанзе? Эти вопросы пока не имеют ответа, но в последнее время гипотеза «водяной обезьяны» начинает получать поддержку (Verhaegen M. [et al.], 2002).

2.7. Эволюция и прогресс

Анализ направлений эволюции вообще и эволюции человека, часто преподносимого как эволюционная «вершина», неизбежно приводит к вопросу: что служит критерием прогрессивности? Сложность такого вопроса отмечал еще Ч. Дарвин: «*Здесь мы вступаем в область очень запутанного вопроса, так как натуралисты до сих пор не предложили приемлемого для всех определения того, что следует разуметь под понятием о более высокой организации*». Известен знаменитый парадокс Дж. Хаксли: *кто более прогрессивен — человек или туберкулезная бактерия, вызывающая его заболевание*? Дискуссии вокруг этого вопроса идут по сей день.

Сам Дж. Хаксли отметил, что органическая эволюция сводится главным образом к развитию специализаций. **Специализация** — это повышение эффективности приспособления к определенному образу жизни. Но специализация всегда связана с необходимостью пожертвовать некоторыми органами или функциями, для того чтобы другие работали более эффективно, что ограничивает возможности будущих изменений. Поэтому такая эволюция часто заканчивается тупиком и вымиранием группы. Прогресс — это биологическое усовершенствование, оно не может заканчиваться тупиком (Huxley J., 1954).

С точки зрения последовательного дарвинизма, все организмы приспособлены к своей среде обитания — «высшие» и «низшие» одинаково совершенны. В этом же смысле высказываются и представители антидарвиновских концепций. Так, Ю. В. Чайковский выдвигает весьма интересный принцип компенсации, в очередной раз показывающий условность понятия прогресса. Клетки некоторых протистов, которых мы относим к «низшим» организмам, имеют сложнейшие структуры (Чайковский Ю. В., 2006). Принцип компенсации можно рассматривать как частный случай принципа дополнительности Н. Бора (1885—1962), бытовой эквивалент которого — «все за счет чего-то».

Если отбросить антропоцентризм, то у нас нет оснований выделять прогрессивное развитие мозга человека, которое можно считать частным случаем рас-

пространенного эволюционного явления — укрупнения органов. Более того, развитый мозг человека неотвратимо ведет его к катастрофе, которая может уничтожить не только его самого, но и всю биосферу. «Парадоксам прогресса» посвящены сейчас сотни книг. Сложность темы — живительный источник креационизма.

Многие авторы отмечают, что представления об эволюционном прогрессе были порождены аналогией с техническим прогрессом. Стремительный рост потребления энергии и технических возможностей человека породил один из главных мифов XX в. — миф о безграничности технического прогресса. Однако к концу XX в. достижения научно-технического прогресса предстали в ином виде (Хорган Дж., 2001). Все больше подчеркивается их амбивалентный характер, порождение ими новых социальных проблем, приближение человечества к экологической катастрофе. В настоящее время мы живем в эпоху экспоненциального роста потребления энергии, что сопровождается точно такой же кривой роста наших отходов. Здание технического прогресса отбрасывает зловещую тень экологического кризиса.

Весьма преувеличивал человек и возможности своего интеллекта. Сейчас является общепринятым утверждение, что объем знаний, которым реально обладает и пользуется средний человек, не возрастал на протяжении прошедших веков. Вспомним изречение соавтора дарвинизма А. Уоллеса (1823—1913): «*Жители джунглей не глупее среднего члена наших научных обществ*». Прогрессивное увеличение знаний человечества обеспечивается за счет стремительной специализации, пагубное влияние которой уже многократно отмечалось (Ортега-и-Гассет Х., 1997; Курчанов Н. А., 2000). Вторая половина XX в. характеризуется все возрастающим потоком литературы, посвященной развенчанию «венца творения».

Рассмотренные в этом разделе вопросы чрезвычайно важны для понимания истоков поведения человека и его психики, с которыми мы будем знакомиться на последующих страницах.



ГЛАВА 3

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Не беда появиться на свет в утином гнезде,
если ты вылупился из лебединого яйца.

Г. Х. Андерсен (1805—1875),
датский писатель

Концепции эволюционной биологии, независимо от теоретической платформы автора, наглядно показывают, что поведенческие признаки, так же как и все другие, являются эволюционным наследием организмов. Однако эта очевидная истина в гуманитарных науках натолкнулась на непреодолимый барьер, который породил «ключевой вопрос» поведенческих наук.

3.1. Ключевой вопрос поведенческих наук

Становление взглядов на природу поведения происходило в рамках многих научных направлений. Во всех «поведенческих» науках определяющим фактором разногласий обычно служила оценка роли врожденного и приобретенного. Значение эволюционно-генетического наследия в поведении приобрело статус «ключевого вопроса».

Многолетний спор, достигший своего пика к середине XX в. и получивший название «nature — nurture controversy», в настоящее время в научном плане потерял свою остроту. Современная генетика говорит, что «дихотомическое» деление поведения на врожденное и приобретенное неправомерно. По современным представлениям, ***все поведенческие признаки,*** как и другие признаки организмов, генетически детерминированы, однако степень генетической детерминации признака варьирует в широких пределах. Генетическая программа поведенческих признаков иногда записана в самых «общих чертах», во многом зависит от внешних влияний, поэтому нередко ее роль ускользала от взора исследователей. Выделение наследуемых и приобретенных аспектов поведения представляет собой скорее абстракцию, используемую в учебном процессе. В реальном поведении эти составляющие крайне тесно переплетены, что особенно наглядно демонстрируют последние данные эпигенетики.

Эта взаимосвязь не учитывалась в традиционных классификациях видов поведения, которые не соответствуют современному уровню знаний. В российских учебных изданиях обычно представлена классификация отечественного физиолога Л. В. Крушинского (1911—1984), в которой все виды поведения делятся на три категории (Крушинский Л. В., 1986). Это инстинкты (поведение на основе генетической программы), научение (поведение на основе индивидуального

опыта), мышление (поведение на основе экстренного принятия решений). В дальнейшем мы увидим, что между этими категориями нет четких границ. Реальное поведение животных представляет собой сложное переплетение этих компонентов. Так, еще великий английский психолог К. Л. Морган (1852—1936) одним из первых обратил внимание на взаимосвязь инстинктов и процессов научения. Опережая свое время, он заметил, что предрасположенность к определенным видам научения также генетически детерминирована. Именно после работ К. Л. Моргана в научной литературе получил распространение термин «поведение».

Исходя из этих принципов, можно принять как рабочее определение поведения, данное в учебнике академика А. С. Батуева: «*Поведение — это, во-первых, генетически детерминированная видоспецифическая программа, во-вторых, лабильная система конкретных адаптаций к меняющимся условиям*» (Батуев А. С., 2005). Подходы к изучению этих двух неразрывных составляющих и будут рассмотрены на последующих страницах.

Необходимо заметить, что антропоцентрическая тенденция в науке весьма исказила представление о природе поведения, особенно о поведении человека. Сюда же следует добавить и идеологический фактор, когда «правильные» законы поведения спускались сверху. Такая парадоксальная ситуация была характерна для науки о поведении в Советском Союзе. Ученым, пытавшимся понять филогенетические истоки поведения, часто приходилось выдерживать тяжелую борьбу.

В гуманитарных науках антропоцентрическая тенденция не изжита до сих пор. Для понимания сложности проблемы «nature — nurture controversy» необходимы глубокие знания о первой составляющей «nature» (законах генетики и эволюции), которыми гуманитарии, как правило, не владеют. Очень хорошо сказал по этому поводу российский этолог В. Р. Дольник: «*...признавая на словах некую биосоциальную сущность человека, они первую часть формулы тут же забывают. Биологию человека нужно не только признавать, ее нужно знать*» (Дольник В. Р., 2003). Действительно, стандартные обвинения в «биологическом редукционизме» обычно вытекают из непонимания гуманитариями элементарных закономерностей биологической детерминации.

К сожалению, в XX в. в сугубо гуманитарном направлении развивалась и психология, игнорируя естественнонаучные данные (Курчанов Н. А., 2008). Поэтому радует, что сейчас начинают появляться работы, адекватно оценивающие значение биологического фактора в поведении, в том числе и поведении человека. Как говорится в одном из последних учебников для психологов «*...занимаясь психологией, социальными аспектами поведения человека, необходимо помнить, что в его основе лежат биологические процессы. Различия между человеком и животными пренебрежимо малы, во всяком случае, являются количественными, а не качественными*» (Жуков Д. А., 2007). Более того, фундаментальные открытия молекулярной генетики и геномики показали удивительное генетическое единство всего царства животных.

В конце XX в. в психологии рождается новое направление — эволюционная психология, в котором биология наконец-то получает подобающее ей место. С ее основными положениями мы познакомимся в дальнейшем, а пока рассмотрим становление и теоретические положения этологии — науки, которая внесла наибольший вклад в понимание природы поведения.

3.2. Становление этологии и вопросы эволюции поведения

Этология возникла в середине 1930-х гг. как наука, изучающая поведение животных в естественной среде обитания. Эта наука дала миру целую плеяду талантливых ученых, однако даже на таком ярком фоне выделяются имена ее «отцов-основателей» — К. Лоренца (1903—1989) и Н. Тинбергена (1907—1988). Именно эти ученые не только создали новую науку, но и совершили подлинную научную революцию, изменили господствующую парадигму, заставили говорить об этологии широкие массы людей. Не случайно эти выдающиеся ученые в 1973 г. были удостоены Нобелевской премии.

Нельзя не отметить и вклад предшественников этологии, в первую очередь, орнитологов Ч. Уитмена (1875—1929) из США и О. Хейнрота (1875—1945) из Германии. Они первыми применили анализ видоспецифичного поведения в систематике. Именно работы О. Хейнрота оказали наиболее сильное влияние на его ученика К. Лоренца.

Первоначально К. Лоренц называл свое направление зоопсихологией. Термин «этология», который был предложен еще в 1909 г. бельгийским палеонтологом Р. Долло (1857—1931), он стал применять позже.

Становление этологии проходило в условиях жесткой конфронтации с американской школой зоопсихологии (в основном бихевиорального направления). Изначально «идеология» этологии была направлена против сугубо лабораторных методов бихевиористов и следующих за ними широкомасштабных выводов. В фокусе теоретических разногласий двух школ оказался основной тезис этологии о врожденном видоспецифичном поведении. Несколько упрощая суть проблемы, можно сказать, что бихевиористы представляли поведение как постоянный процесс научения, исключительно с позиций условных рефлексов, игнорируя наличие врожденных видоспецифичных программ. Именно игнорирование генетических факторов и послужило причиной потери позиций бихевиоризмом, некогда ведущим направлением в психологии. К 1960-м гг. «*...усилия сотен экспериментаторов и многих поколений крыс, кроликов, кошек и голубей, дергавших за веревочку и нажимавших на рычаги и педали, едва не погребли научный мир под тоннами бихевиористской литературы*» (Резникова Ж. И., 2005). В этот период начинается «восхождение» этологии.

Хотя в центре внимания этологии оказалось врожденное (инстинктивное) видоспецифичное поведение, она с самого начала предстала как целостная наука о поведении, выгодно отличаясь в этом плане от других направлений.

На каких фактах базировалась новая наука? В этологических исследованиях изучение эволюционных аспектов поведения всегда было в центре внимания. Эти исследования, в первую очередь, касались адаптивного значения поведенческих признаков и роли естественного отбора в их формировании при анализе филогенеза видоспецифичных моделей поведения. Подавляющее большинство первых этологов полностью разделяли положения СТЭ.

Получение информации для анализа эволюции поведения имеет некоторые особенности. Поскольку, как метко заметил Н. Тинберген, «*ископаемые не способны как-либо себя вести*» (Тинберген Н., 1978), о филогенезе поведенческих признаков приходится судить по косвенным данным (рис. 3.1).

Основной метод этологических исследований — сравнительное изучение поведенческих признаков. Биологи могут наблюдать родственные виды, имеющие сходное строение, обитающие на одной территории, но с разными моделями видоспецифичного поведения. Построение схемы филогенеза видоспецифичных моделей поведения часто еще сложнее, чем при анализе эволюционных изменений морфологических признаков. К. Лоренц смог проследить весь эволюционный путь ритуала ухаживания самцов в семействе ***Anatidae*** (утиные) на основании сходства видоспецифичных действий (Lorenz K., 1965). Но это не всегда просто, а часто и невозможно.



Рис. 3.1. «Ископаемые не способны как-либо себя вести» (по: Н. Тинберген)

Поскольку роль поведения в жизни всех животных чрезвычайно велика, то естественным отбором должны быть выделены даже незначительные отклонения в сторону большей приспособленности. В связи с этим получила поддержку идея о поведении как самостоятельном факторе эволюции, поскольку переход животных в новую адаптивную зону связан с изменением поведения. Этот вопрос имеет особое значение для тематики книги. Отметим, что большинство авторов (как в русле СТЭ, так и в русле альтернативных концепций) не рассматривают такой сложный феномен, как поведение, в качестве общего эволюционного фактора (Колчинский Э. И., 2002).

Процесс естественного отбора в природе часто растянут на миллионы лет, но высокая скорость размножения мушки *дрозофилы* (классического объекта генетики) позволяет проводить эксперименты по изучению эволюции поведения. Наглядный пример описан в замечательной книге Н. Тинбергена «Поведение животных» (Тинберген Н., 1978). Для опыта взяли две линии мух, которые в естественных условиях скрещиваются друг с другом. В последовательных скрещиваниях оставляли только чистокровных мух, а все гибридные мухи уничтожались. Через три года, сменив сорок поколений, исследователи могли наблюдать четкие эволюционные изменения, выраженные стойкой половой изоляцией между двумя линиями: и самцы, и самки явно предпочитали для спаривания особей своей линии. Половое поведение, связанное с «привлекательностью» полового партнера, довольно быстро изменилось под действием направленного отбора.

Наглядной демонстрацией действия отбора на поведение может служить искусственный отбор при выведении домашних животных человеком. Правда, всю цепочку изменений проследить обычно не удается, поскольку предки-родоначальники наших домашних животных сами уже давно вымерли. Но предок домашнего гуся — *дикий серый гусь* (*Anser anser*) еще живет в природе, и Н. Тинберген приводит примеры радикального изменения его поведения в процессе одомашнивания (Тинберген Н., 1978). Если *дикий серый гусь* является строгим моногамом, более того, часто остается одиноким после смерти супруги,

то *домашний гусь*, по выражению Н. Тинбергена, — «настоящий Казанова». Здесь необходимо заметить, что многие эволюционисты отрицают допустимость экстраполяции результатов искусственного отбора для объяснения естественного отбора в природе.

В живой природе созданы поразительные по своему совершенству модели поведения. Примеры можно приводить бесконечно. Именно поэтому многим кажутся непонятными наблюдаемые «несовершенства» поведения. Однако такое впечатление обусловлено непониманием законов эволюции. Отбор по какому-либо признаку неизбежно ведет к изменениям в других признаках (иногда вредных для организма). Организм — целостная система, и все признаки в нем тесно взаимосвязаны. Поэтому поведенческие признаки, по которым идет основное направление отбора, неизбежно оказываются сцепленными с другими признаками. Результат отбора — это оптимальное решение, всегда основанное на компромиссе. В природе незыблемо действует принцип: *все за счет чего-то.* С этим положением согласны и представители альтернативных течений, отвергающих роль отбора как ведущего фактора эволюции.

Н. Тинберген приводит наглядные примеры эволюционных компромиссов. Лапа *гуся* является не лучшим вариантом и для ходьбы, и для плавания, но она есть оптимальное решение для двух функций сразу. Самец *олуши* иногда так свирепо нападает на самку, что она от него убегает. Но ему необходимо быть агрессивным, чтобы защищать свою территорию (Тинберген Н., 1978). Однако не всегда мы можем дать четкое объяснение поведенческим феноменам. В эволюции поведения может закрепиться вариант приемлемый, но далеко не лучший.

Как и при эволюционных преобразованиях морфологических признаков, проявление разнообразных форм поведения происходит путем адаптивной радиации от общего предка. Так, в семействе ***Corvidae*** (врановых) мы видим и одиночные виды, и стайные круглый год, и стайные часть года. Среди *чаек* мы видим и наземные, и скальные формы. Разнообразие наблюдаемых в природе моделей поведения ставит проблему выявления адаптивности признака как важнейшего эволюционного показателя. Выявление адаптивности всегда подразумевает сравнение. Как заметил Р. Хайнд «*...почему у особей данного вида только 3 пальца на ноге и почему они питаются насекомыми, тогда как у особей большинства близкородственных видов 4 пальца и пищей им служат семена*» (Хайнд Р., 1975). Однако на этот вопрос мы можем получить разные ответы у представителей разных теоретических подходов к эволюции.

Как и при морфологической эволюции, в эволюции поведения мы встречаемся с явлением конвергенции. Так, покровительственная окраска почти всегда сопряжена с поведением затаивания, причем это характерно и для крупных хищников, и для мелких животных. Другим примером конвергенции может служить синхронизация времени выведения потомства у самок самых разных систематических групп.

Сложный вопрос эволюции поведения: а как данный признак возник впервые? К сожалению, природа не оставила нам свидетельств, поэтому эволюционистам остается единственная возможность теоретических рассуждений (что служит одновременно поводом для разногласий). Лишь в отношении сигнального поведения ученые располагают хорошо обоснованными примерами. Сигналы должны быть четкими, понятными и заметными для представителей своего вида. Этот фактор часто позволяет восстановить всю цепочку их эволюционных преобразований, анализируя сигналы родственных видов.

Сфера эволюции поведения задает исследователям много загадок. Разнообразные примеры «трудных вопросов» приводит в своих книгах Ю. В. Чайковский. Это половой каннибализм у многих видов (поедание самцов самками), воздействие личинок паразитов на поведение хозяина, странные примеры мимикрии (Чайковский Ю. В., 2006). Некоторые размышления автора выглядят весьма фантастично (идея внутриклеточного мышления, «живые ископаемые» как повторное возникновение древних форм), но наука не должна обходить вниманием любые варианты решения нерешенных проблем.

Весьма интересен феномен **эффекта группы,** который долго оставался вне поля зрения науки. Он выражается в изменении поведения (иногда радикальном) в группе и одиночном состоянии. Хотя механизм такого действия все еще непонятен, французский специалист по поведению Р. Шовен считает, что «*...это явление, несомненно, имеет фундаментальное значение*» (Шовен Р., 2009). Иногда для социальных животных одиночество может иметь фатальный исход: одиночная особь пчелы не живет и трех суток.

Некоторые эволюционные теории, основанные на эффекте группы, были рассмотрены нами в предыдущем разделе. Возможно, углубление наших знаний отведет естественному отбору совершенно другую роль. Формирование новых взглядов в эволюционной биологии в полной мере коснулось и эволюции поведения.

3.3. Теоретические положения этологии

После краткого описания источников становления этологии рассмотрим ее основные теоретические положения. В 1963 г. Н. Тинберген формулирует основные проблемы исследования поведения (Tinbergen N., 1963). Знаменитые «4 вопроса Тинбергена» стали определяющими при любых подходах к анализу поведения:

1. *Какие факторы регулируют поведение?*
2. *Каким путем формируется поведение в онтогенезе?*
3. *Каким путем сформировалось данное поведение в филогенезе?*
4. *Каковы адаптивные функции данной модели поведения?*

Базовым понятием этологии является **инстинкт** — генетически детерминированная модель поведения. Впервые определение инстинкта как видоспецифичного поведения было дано немецким ученым Г. Реймарусом (1694—1768). Он весьма четко отметил характеристики инстинкта, его отличие от обучения. Современные представления об инстинкте существенно изменились, с чем мы познакомимся ниже.

К. Лоренц представил свою картину реализации инстинктивного поведения. Под действием внешних и внутренних стимулов (гормонов, голода, света, других особей) в соответствующих нервных центрах происходит накопление специфической для данного действия энергии. Термин «специфическая энергия» использовался К. Лоренцем скорее как метафора. В последующих исследованиях обычно применялся термин «драйв», предложенный американским психологом Р. Вудвортсом (1869—1962) в 1918 г.

Драйв — это побуждение к определенным действиям. Немного тем обсуждалось в поведенческих науках столь часто, как тема драйва. Несмотря на многочисленную критику этого понятия, сам термин «драйв» укоренился в лекси-

коне этологов. В настоящее время он анализируется в русле теории мотивации, которая становится все более важным разделом науки о поведении.

Ученик Ч. Уитмена, американский зоолог У. Крэг (1876—1954) первым выделил этапы в реализации инстинкта. Его разработки легли в основу фундаментальных положений этологии.

Под действием драйва (примем этот термин как метафору) начинается непосредственно инстинктивное поведение, состоящее из двух фаз.

1-я фаза — аппетентное (поисковое) поведение. Этот этап заключается в активном поиске особых ключевых раздражителей — **релизеров.**

Восприятие релизеров генетически детерминировано и видоспецифично. Причем генетически обусловлено не только узнавание релизера, но и принципиальный вид реакции на него. Вероятный механизм действия релизеров заключается в снятии блокировки в нервной системе для запуска специфических реакций, что знаменует начало заключительной стадии.

К. Лоренц подчеркивал, что аппетентное поведение — это не пассивная реакция ожидания, а именно поиск релизеров. Особенно четко он проявляется в половом поведении. Многочисленные наблюдения наглядно подтвердили наличие ключевых раздражителей в поведении животных. Часто релизером является красное пятно на теле, что мы наблюдаем у самых разных групп (рыбка *колюшка*, птичка *зарянка* и другие). Для утят и гусят релизером является крестообразный объект в небе: летит длинным концом вперед — значит сородич, летит коротким концом вперед — значит хищник, враг. Разнообразные релизеры определяют половое поведение. Часто к ним относятся различные украшения: гребни, хохолки, красочное оперение, песня и многое другое. Особенно впечатляют эксперименты, когда животные (обычно птицы) предпочитают искусственную модель с гипертрофированным релизером естественному объекту. Нередко аппетентное поведение представляет собой многоэтапный процесс, когда окончание одного этапа служит пуском для другого. Так, в брачном поведении самца *колюшки* можно выделить три этапа: поиск территории — строительство гнезда — поиск самки.

Тема релизеров активно обсуждается в рамках социальной этологии и этологии человека. Особой популярностью пользуется анализ релизеров агрессивного поведения, брачных ритуалов, биологических критериев привлекательности.

Поскольку все животные опознают релизеры с первого раза и без обучения, механизм их опознавания на заре этологии получил название «врожденного пускового механизма» (Lorenz K., 1950). Однако интерпретация действия релизеров в настоящее время отличается от первоначальных моделей, что будет рассмотрено далее в специальном разделе.

2-я фаза — консуматорное (завершающее) поведение. Представляет собой видоспецифическую, в основном генетически детерминированную, последовательность движений.

К. Лоренц вначале называл такую последовательность «наследственные координации», но в дальнейшем утвердился термин «фиксированные комплексы действий» — **ФКД** (FAP — fixed action patterns), предложенный Н. Тинбергеном. Интересно, что ФКД иногда оказываются филогенетически даже старше, чем морфологические признаки. На эту особенность указал еще К. Лоренц, рассматривая *цапель* двух разных родов: несмотря на морфологическую дифференциацию окраски оперения, церемония приветствия у них была одинакова.

Основываясь на таких теоретических положениях, К. Лоренц для наглядности представил свою знаменитую «гидравлическую модель». В этой модели

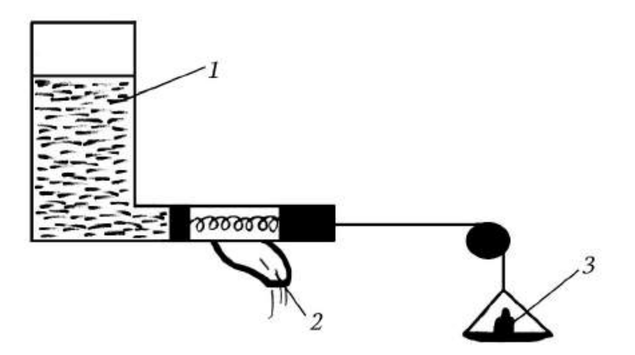


Рис. 3.2. «Гидравлическая модель» инстинкта К. Лоренца:
1 — уровень воды (драйв); *2* — вытекание воды (активность); *3* — груз (релизер)

вода в баке символизирует «накопленную энергию действия», или драйв. Бак имеет заглушку с пружиной, которая соединена с грузом-релизером. Активность означает растяжение пружины, открытие заглушки и вытекание воды. Груз (релизер) и уровень воды (драйв) действуют в одном направлении — чем выше уровень воды, тем меньше требуется груз (рис. 3.2).

За свою «гидравлическую модель» К. Лоренц получил изрядную долю критики. Его обвиняли в механицизме, в многочисленных нестыковках с опытными данными, в упрощении действительности. На мой взгляд, критика незаслуженна. «Гидравлическая модель» сыграла важную роль в формировании представлений о механизме поведения, в понимании которого и сейчас много неясного. Любая схема есть упрощение реальности.

Важнейшим следствием «гидравлической модели» явилось понятие спонтанности инстинктивного поведения. **Спонтанность** — это запуск ФКД без релизера. На схеме она определяется уровнем воды, «разжимающим» пружину.

Наглядным подтверждением версии спонтанности поведения служат наблюдаемые феномены поведения животных в неволе. Так, К. Лоренц наблюдал, как *скворец* «ловит» несуществующих мух, а Р. Хайнд — как *канарейка* «строит» гнездо из несуществующего материала. Все такие наблюдения можно интерпретировать как падение порога чувствительности до нуля, что и было предложено в концепции К. Лоренца. Однако проблема спонтанности сразу же приобрела в этологии наибольшую остроту, особенно относительно вопроса агрессивности человека, что мы рассмотрим далее. В наблюдениях часто сложно установить, действительно ли спонтанно происходит запуск инстинкта, или внешние стимулы не улавливаются наблюдателем.

Взаимосвязано с теорией спонтанности и другое понятие, введенное К. Лоренцем, — «истощение двигательного акта». Исходя из «гидравлической модели» его можно представить состоянием, когда «вся вода вылилась». В этом состоянии уже никакие стимулы на особь не действуют. Данное положение наглядно демонстрирует абсурдность тенденций современного «общества потребления», в том числе рекламной истерии, а также социальных революций (начиная от социалистической и заканчивая сексуальной), всегда движимых жаждой насыщения. Невозможно не поразиться «мудрой предусмотрительности» природы — удовлетворение через ожидания и достижения. В природе

все в дефиците, а пресыщение всегда сопровождается отторжением. Немецкий философ Э. Фромм (1900—1980) еще полвека назад, в самом начале становления «общества потребления», писал: «*Несмотря на материальное благополучие, политическую и сексуальную свободу, мир в середине XX века еще сильнее поражен психическим расстройством, чем это было в XIX веке*» (Фромм Э., 1992). Сегодня эти слова позволяют осознать всю противоестественность развития цивилизации за прошедшие полвека. Так этологические открытия постоянно перекликаются с поведением человека в современном обществе.

В конкретизации и дальнейшей разработке структуры инстинктивного поведения большая заслуга принадлежит Н. Тинбергену (Tinbergen N., 1951). Его модель отражает взаимосвязь и взаимозависимость различных инстинктов, поэтому она получила название иерархической.

Помимо релизеров, запускающих инстинктивное поведение, были обнаружены сигнальные факторы, тормозящие или останавливающие его. Они получили название **завершающих раздражителей** (*consummator stimuli*). Так, некоторые птицы после лишения слуха сразу убивают своих птенцов, поскольку нет исходящего от них писка — фактора торможения. Самка наездника не откладывает яйца на зараженные личинки, поскольку запах предыдущей самки оказывает тормозящее влияние. Самки млекопитающих прогоняют подросшего детеныша — его вид уже не оказывает тормозящего действия на их агрессивность.

Еще одним видом раздражителей, выделенных первыми этологами, являются **ориентирующие раздражители**. Они не оказывают влияния на поведение, а приобретают его только под действием релизера. Для *роющей осы филантус*, охотящейся на пчел, релизером будет служить зрительный образ пчелы, а ориентирующим раздражителем — направление ветра, поскольку она всегда нападает с подветренной стороны. Для *зяблика*, в случае опасности релизером будет служить крик тревоги, дающий «команду» к полету, а ориентирующим раздражителем — ближайшее укрытие, определяющее, куда лететь (Хайнд Р., 1975).

Недоброжелатели этологии зря ставят ей в вину «абсолютизацию» инстинктов, ибо еще в начале своих исследований К. Лоренц подчеркивал: «*...деление на врожденные и приобретенные признаки весьма условно: каждая реальная последовательность поведенческих актов — это цепочка сцепления инстинктов и научения*» (Lorenz K., 1965). Проблемы, поднятые К. Лоренцем, получили дальнейшее развитие в современной науке.

В последние годы термин «этология» часто употребляют как синоним науки о поведении. С одной стороны, этот факт можно приветствовать, так как именно этология является наиболее целостной, разработанной наукой, которая внесла наибольший вклад в познание природы поведения. Но в науках о поведении до сих пор существует значительная часть исследователей, стоящих на «антиэтологических» позициях. Поэтому, заботясь о «чистоте термина», против расширенного понимания этологии выступают и некоторые этологи.

Из современных направлений этологии можно выделить следующие:

1) нейроэтология — «физиология поведения», этологический вариант российской ВНД;

2) когнитивная этология — исследование когнитивных способностей животных;

3) этология человека — исследование врожденных поведенческих программ человека и механизмов их реализации.

В настоящее время этология все больше сближается с экологией, поскольку обе науки занимаются изучением животных в природной среде. На стыке этих наук сформировалось особое направление — **поведенческая экология** (Krebs J., Davies N., 1993). За долгие годы существования в экологии накопилось гигантское число наблюдений за поведением разных животных. Активная математизация, адаптивность моделей поведения, баланс «затрат» и «выигрышей» составляют основное направление исследований экологии сегодняшнего дня. В этом плане весьма интересен вопрос **оптимальности** конкретного типа поведения в данных условиях, который находится в центре внимания поведенческой экологии (Резникова Ж. И., 2000; 2001). Тема оптимальности поведения активно разрабатывалась и в другом направлении — социобиологии.

3.4. Социобиология

В настоящее время социобиологию часто рассматривают как одно из направлений этологии, а то и просто как ее синоним. Но следует помнить, что хотя и этология, и социобиология изначально ставили своей целью выяснение эволюционных механизмов поведения, они возникли на несколько разных методологических принципах.

Социобиология ведет свое «летоисчисление» с 1975 г., когда вышла книга американского зоолога Э. Уилсона «Социобиология: новый синтез» (Wilson E., 1975). Книга имела шумный успех и быстро стала бестселлером. Основной акцент в книге сделан на эволюцию социального поведения. Все основополагающие идеи при этом были получены на основе исследования такой специфичной группы, как социальные перепончатокрылые насекомые. Эти же идеи затем были перенесены на другие группы, в том числе и на человека. Разделы, посвященные филогенетическим корням социального поведения человека (морали, агрессивности, сексуальности и т. п.), встретили яростную критику гуманитариев, которые были явно не готовы к восприятию подобной информации.

Основным расхождением социобиологии с классической этологией был ее своеобразный «генетический редукционизм». В социобиологических построениях изучение действия естественного отбора переносится с организма на отдельные гены, определяющие адаптивное поведение. Такой подход во многом разрушал этологические представления о генотипе как интегрированной системе. Крайний «редукционистский» вариант представлен в работах Р. Докинза. Тем не менее его книга «Эгоистичный ген», изданная в 1976 г., благодаря яркому языку и доступному изложению стала не просто бестселлером, но и одной из самых популярных книг по биологии в истории (Dawkins R., 1976).

Другой особенностью социобиологии в отличие от этологии (скорее методической, а не методологической) была широкая «математизация» теоретических построений. Их целью ставилось объяснение математическим языком вклада в генофонд следующих поколений, степени генетического родства потомков, эволюционных выгод определенных моделей поведения. Сравнительные исследования поведения разных филогенетических групп в социобиологии используются крайне мало. В первых социобиологических исследованиях математика явно вытеснила филогению.

И, наконец, третьим важным отличием явился постулат социобиологии о бесспорной прогрессивности социальности. Все типы социальных отношений рассматривались в социобиологии как производные от одиночного образа жизни. Такая предвзятая схема «от простого к сложному» противоречит целому ряду сравнительно-филогенетических исследований. В этологии не принимается принцип вторичности социальности по отношению к одиночному образу жизни. Социальность возникает на самых разных уровнях эволюционной лестницы. Нельзя однозначно утверждать, что социальность увеличивает приспособленность. У птиц мы можем наблюдать интересную картину, когда наиболее сложные репродуктивные системы часто наблюдаются у филогенетически более древних групп.

Таким образом, в социобиологии первоначально явно переоценивалась роль одних эволюционных факторов и недооценивалась роль других. Однако в ней были сделаны весьма интересные теоретические разработки, сыгравшие определенную роль в понимании механизмов эволюции поведения. В настоящее время можно констатировать стирание различий между этологией и социобиологией, их взаимовлияние и взаимообогащение.

Поскольку становление социобиологии проходило на основе синтеза идей ученых-эволюционистов В. Гамильтона (1936—2000), Дж. Мэйнард Смита (1920—2004), Р. Триверса, то базовые понятия их концепций и заняли в новой науке доминирующее положение. Рассмотрим эти понятия.

Альтруизм — поведение, направленное на благополучие других сородичей. Это понятие было предложено В. Гамильтоном (Hamilton W., 1964).

Альтруистическое поведение — давняя загадка для биологов-эволюционистов. Самая сложная проблема для них — кажущаяся выгодность мошенничества. Как в природных сообществах удается распознать мошенников? В ходе решения проблемы были выдвинуты разнообразные теории: группового отбора, отбора сородичей, реципрокного альтруизма (Hamilton W., 1964; Trivers R., 1971; Grafen A., 1984). С эволюционной точки зрения забота о потомстве также является одной из форм альтруизма. К проблеме альтруизма мы еще раз вернемся в главе, посвященной социальному поведению.

Совокупная приспособленность определяется количеством генов, переданных в генофонд следующего поколения. Это понятие также было предложено В. Гамильтоном в его теории **К-отбора** (К — от «kin» — родственник) — отбора, направленного на закрепление альтруистических тенденций в отношении сородичей (Hamilton W., 1964). Работы социобиологов показали, что стремление к альтруизму возрастает с увеличением степени родства, что и у людей, возможно, есть врожденная способность отличать индивидов, генетически близких к ним (Trivers R., 1985).

В этом плане особый интерес приобретает понимание механизмов распознавания родственников. В англоязычной литературе для этого явления даже закрепился особый термин — kin recognition. У разных животных этот механизм функционирует по каналам разной модальности. Весьма интересна высокая способность *шимпанзе* к визуальной идентификации (Parr L., de Wall F., 1999). Однако визуальный контроль далеко не единственный в природе. Широко распространены механизмы опознания посредством обоняния и осязания. Невизуальный контроль обычно полностью обезличен, и животные, лишенные клановой метки, часто уничтожаются своими сородичами как «чужие».

Эволюционно стабильная стратегия (ЭСС) — стратегия (т. е. совокупность поведенческих реакций), которая является оптимальной для данной популяции. Этот термин предложил Дж. Мэйнард Смит (Maynard Smith J., 1982). Он стал наиболее известным в этой группе теорий, а его применение оказалось весьма распространенным.

Особую популярность приобрела модель «ястребы» — «голуби», используемая в анализе агрессивных взаимоотношений в группе, выгодности агрессивной и миролюбивой стратегий поведения. Расчеты показали, что наиболее выгодным для популяции является определенный баланс «ястребов» и «голубей» в ней, а не прямолинейная агрессивная или миролюбивая стратегия. Другая популярная модель демонстрирует выгодность стратегий «трудолюбия» и «воровства» на примере *роющей осы* (*Sphex ichneumoneus*).

Разработка моделей ЭСС показала, что выбор стратегии агрессивности зависит не столько от «вооруженности» вида и пропорциональных ей «блокировочных» механизмов, что так часто декларируется в этологии, сколько исходя из отношения ценности жизни и вероятности размножения. Для видов с коротким периодом жизни ценность размножения часто превышает ценность жизни, поэтому механизмы блокировки убийства сородича обычно не действуют. Так, самцы *осы-алаониды* могут легко перекусить сородича, что и происходит у них в борьбе за самку. В специальных наблюдениях на одном растении было найдено двенадцать самок, десять живых самцов и сорок трупов (Хайнд R., 1975).

Особенно много работ, касающихся ЭСС, посвящено половому поведению (Maynard Smith J., 1989). Многие животные (от насекомых до позвоночных) в брачный период издают громкие звуки, которые привлекают половых партнеров. Чем громче звук, тем выше вероятность спаривания, но тем выше и шанс попасть в лапы хищнику. Как рассчитать ЭСС для «крикуна»?

В других исследованиях получены не менее интересные результаты: 90 % птиц — моногамы и только 10 % моногамов среди млекопитающих, что находит свое объяснение в биологии воспроизводства потомства.

Но исследования ЭСС оставили много загадок. Иногда встречается прямо парадоксальная ситуация, когда доминант, поглощенный борьбой за лидерство, уступает в репродуктивном успехе нижестоящим по рангу особям. Поведение этих особей получило название **клепто-репродуктивной стратегии.** Так, молодые самцы *благородного оленя (Cervus elaphus)* успешно спариваются с самками, в то время когда вожак стаи отстаивает свое лидерство (Зорина З. А. [и др.], 2002). Подобные случаи нередко наблюдаются и среди ластоногих. Биологический механизм этого явления не ясен.

Разработка рассмотренных понятий (несмотря на некоторую их абсолютизацию) — несомненная заслуга социобиологии. Как это часто бывает, преувеличенное внимание к какой-либо проблеме способствует прогрессу в деле ее разрешения. Особенно наглядно мы это можем наблюдать, анализируя бурные дискуссии вокруг проблемы группового отбора, рассмотренного ранее. В социобиологии отвергается групповой отбор, как не получивший убедительных подтверждений. Действительно, групповой отбор остается «кабинетной теорией». Хотя доводы его сторонников звучат весьма убедительно, споры вокруг группового отбора не стихают до сих пор. Но привлечение внимания к этой теме оказалось весьма плодотворным в теоретическом плане. А ярлык «кабинетной теории» в эволюционной биологии оппоненты часто раздают друг другу.

В социобиологии были предприняты попытки филогенетического обоснования многих человеческих качеств: дружбы, любви, ненависти, ксенофобии, заботы, политических симпатий и многих других. Но в общественном сознании с давних пор укоренилась убежденность в незначительной роли наследственных факторов в поведении человека. За свои взгляды профессор Э. Уилсон подвергся настоящей травле в «самой свободной» стране. Даже в интервью 1994 г. он с сожалением констатировал продолжающееся ***нежелание*** американского общества видеть роль генов в поведении человека (Хорган Дж., 2001). Однако к 25-летнему юбилею социобиологии ее сторонники уверенно заявили о триумфе социобиологических идей (Alcock J., 2000).

Практически одновременно с социобиологией рождается другая наука, которая также взбудоражила общественное сознание, — этология человека.

3.5. Этология человека

Становление этологии человека проходило в русле идей общей этологии. Сразу отметим, что концепция инстинктивного поведения не встретила понимания общества первой половины XX в. Не только теоретические разногласия породили конфронтацию с этологией. Была и более глубокая причина поразительной бескомпромиссности споров и фактического запрета этологии в СССР. ***За всеми теоретическими диспутами незримо стоял вопрос о приложимости этологических выводов к человеку.*** Декларирование биологических истоков агрессивности, иерархии, ксенофобии у человека никак не вязалось с образом «светлого будущего», провозглашаемого как коммунистической, так и либерально-демократической идеологией. Все социальные системы того времени верили в возможность построения «идеального» общества при его «правильной» организации.

Можно вспомнить, что поиски «правильной» организации общества заполняют всю историю человечества. Менялись социальные системы и идеологии, проходили войны, революции, перевороты, постоянно провозглашались новые пути к «всеобщему счастью», но «идеальное общество» никак не удавалось построить. Объяснение этому можно было усмотреть в неразрывности человека и природы. На эту истину указывали наиболее проницательные мыслители прошлого. Трезвые мысли мы находим и в трудах классиков марксизма, которые считались высшим авторитетом в СССР. Ф. Энгельс (1820—1895) писал: «*Уже самый факт происхождения человека из животного царства обусловливает собой то, что человек никогда не освободится от свойств, присущих животному*».

Антропоцентрическая традиция культуры породила живучее заблуждение о качественном различии поведения человека и животных. Как сказал К. Лоренц: «*Человеку слишком хочется видеть себя центром мироздания* » (Лоренц К., 1998). Это и явилось причиной предвзятого отношения человека к своему природному наследству, невосприимчивости гуманитариев к очевидным фактам, отрицания генетических основ поведения, общности человека и животных. Недаром французский специалист по поведению Р. Шовен назвал человека «*наименее изученным животным*» (Шовен Р., 2009). Железная стена антропоцентризма отгородила человека от природы. Ее и пришлось «пробивать» этологии по ходу своего становления.

В 1963 г. выходит книга К. Лоренца «Так называемое зло» (Lorenz K., 1963). Этой книге (больше известной по названию английского издания — «Агрессия») было суждено сыграть судьбоносную роль — именно с нее можно начать отсчет этологического дискурса по природе человека. Касаясь столь острой темы, книга К. Лоренца вызвала бурные дискуссии, восторг одних и негодование других (последних было значительно больше). В дальнейшем становлении этологии человека ведущую роль сыграл ученик К. Лоренца, немецкий этолог И. Эйбл-Эйбесфельдт (Eibl-Eibesfeldt J., 1970).

В 1970 г. в ФРГ была образована научная группа, а в 1975 г. — Институт этологии человека, что можно считать условной датой формирования этологии человека как самостоятельной науки. В 1978 г. организуется Международное общество этологии человека. С тех пор регулярно проводятся международные конференции, выходят специализированные журналы, читаются учебные курсы в университетах. В 1989 г. вышел первый учебник (Eibl-Eibesfeldt J., 1989).

В то же время, становление молодой науки постоянно сопровождалось острой критикой и нападками со стороны ее противников. Обвинения в «ложной экстраполяции», как уже неоднократно говорилось, обычно исходили от гуманитариев, не знакомых ни с общей этологией, ни с закономерностями генетики и теории эволюции, но, тем не менее, страстно обличающих этологический подход. Показательна в этом плане судьба этологических «бестселлеров».

В конце 1960-х гг. выходят книги английского этолога Д. Морриса «Голая обезьяна» и «Людской зверинец», адресованные широким кругам читателей (Моррис Д., 2001; 2004). В нашей стране большое значение для привлечения массового внимания к этологии человека имели статьи В. Р. Дольника 1970—1980-х гг., написанные в обстановке жесткого идеологического контроля. В постсоветское время они были собраны в книгу «Непослушное дитя биосферы», имевшую огромный успех у читателей. Большое место в книге уделено вопросам агрессивности, полового поведения, будущего человечества (Дольник В. Р., 2003). Все эти работы, как в нашей стране, так и за рубежом, «удостоились» своей доли «опровергающей» критики, исходящей от гуманитариев.

На мой взгляд, популярные книги сыграли важную и благотворную роль, завладев умами многих людей, вызвав острые дискуссии, резко повысив интерес к этологии в широких массах. Возможно, именно острота дискуссий и послужила причиной быстрого роста интереса к этологии человека. Ее историческое значение очень хорошо выражено в одном из обзоров по истории этологии: «*...В этологии человека затрагивается самый нерв современной культуры*» (Гороховская Е. А., 2001).

Интересно, что в настоящее время, когда эпигенетика на новом уровне показала роль влияния среды (особенно влияние матери) на генетический аппарат, вновь обострился «ключевой вопрос» поведенческих наук, но уже «с другого конца». Теперь, наоборот, граждане «общества потребления» стараются отрицать значение образа жизни родителей для развития потомства, чтобы снять с себя «чувство ответственности» перед ним. Эту ответственность очень «удобно» переложить на гены...

Исследовательские работы в этологии человека касались, в основном, поиска поведенческих универсалий у взрослых и детей, в норме и при психопатологиях. Другими излюбленными темами являются биологические основы эстетического восприятия, выбора полового партнера, ритуалов (Эйбл-Эйбесфельдт И., 1995; Бутовская М. Л., 2004).

Критерии привлекательности противоположного пола у человека имеют свою биологическую основу, несмотря на то что среди гуманитариев превалирует точка зрения о решающем влиянии культурных традиций на формирование предпочтений. Из биологических факторов отмечаются сигналы строгости симметрии, пропорции талии и бедер.

И такое явление как любовь также имеет свои филогенетические корни. Хотя в гуманитарной традиции принято противопоставлять любовь и секс, с точки зрения эволюции это две стороны полового поведения человека. Влюбленность возникает в процессе антропогенеза как фактор, усиливающий прочность образования пар при возросшем периоде воспитания потомков. Состояние влюбленности похоже на действие наркотиков. При этом идеализируется восприятие любимого человека, что резко выделяет влюбленного среди потенциальных брачных партнеров.

Возникновение этих отношений требует строгих моногамных пар, что является филогенетическим наследием вида. Пора снять ореол исключительности с воспетой поэтами человеческой любви. Животный мир знает примеры поразительной привязанности и верности своему брачному партнеру, но никто не пишет по этому поводу поэм и романов. Человеку особенно нечем гордиться на фоне некоторых наших «меньших братьев». Так, представители отряда ***Scandentia*** (тупайи) являются мелкими животными с примитивными признаками. Возможно, тупайи родственны предкам приматов. Их «верность на всю жизнь» нисколько не связана с уровнем развития мозга. Тупайи могут не пережить «горя», вызванного смертью «супруга», но спокойно загрызут собственных детей, если их будет «слишком много». Для эволюционистов скорее интересны филогенетические истоки столь строгой моногамии, поскольку она представляется невыгодной стратегией. Однако тупайи не являются исключением в животном мире.

Долгое детство и беспомощность человека явились причинами многих радикальных изменений в его анатомии, физиологии и поведении. Филогенетические истоки полового поведения человека интенсивно разрабатываются в эволюционной психологии, с которой мы познакомимся далее.

Весьма интересен описанный К. Лоренцем феномен индоктринации (Лоренц К., 1998). **Индоктринация** — это массовое внушение определенной точки зрения. Она возникла в эволюции человека вследствие преимуществ согласованного принятия групповых решений. В теоретической разработке этого явления большая заслуга также принадлежит другому выдающемуся этологу И. Эйбл-Эйбесфельдту (Eibl-Eibesfeldt J., 1989). Хотя, в строгом смысле слова, индоктринация специфична для человека, она имеет глубокие филогенетические корни.

К. Лоренц описал закономерность, характерную для восприятия как животных, так и наших предков: «*если ты не способен разобраться в причинно-следственных связях, воспринимай значимое событие как целое*» (Лоренц К., 1998). В этом случае фиксируются мелкие второстепенные детали, не имеющие принципиального значения для данного события. И. Эйбл-Эйбесфельдт полагал, что индоктринация и импринтинг (который мы рассмотрим ниже) имеют одинаковые нейрофизиологические и нейрохимические механизмы. Эти механизмы лежат в основе многочисленных ритуалов, которыми насквозь пронизана жизнь современного общества. Все правила «хорошего» поведения, народные традиции, религиозные церемонии — все это ритуалы.

По критерию подверженности чужой точке зрения, как и по другим признакам, люди образуют вариационный ряд. В социальной психологии готовность принятия мнения группы обозначают термином «конформизм». В основе конформизма лежит феномен внушаемости (который мы также рассмотрим в дальнейшем). Хотя механизм внушаемости до сих пор не раскрыт, несомненно, что она имеет глубокие эволюционные корни, поскольку является одним из основных факторов нашего социального поведения.

Модели поведения человека, сформированные за долгую историю естественным отбором для совершенно других условий, где они были адаптивны, оказались нашим тяжелым наследием в век машин, компьютеров, телевидения и универсамов. Это наследство во многом определяет будущее человека. В этом плане наибольшее внимание в этологии человека привлекала тема агрессивности, поскольку она касалась явления, ставящего под угрозу само существование цивилизации. Где эволюционные корни современной «цивилизованной» агрессивности человека? Этот вопрос вызывал (и вызывает) бурные споры, явился причиной самых глубоких разногласий между этологами и гуманитариями.

3.6. Агрессивность

Агрессивность — неотъемлемый атрибут взаимоотношений живых существ. Ведущими факторами формирования этого явления в природе считаются защита территории (и ее пищевых ресурсов) и борьба за брачного партнера. У социальных видов особо острый характер принимает борьба за лидерство и место в иерархии.

Бесчисленные дискуссии на протяжении веков не прояснили вопроса о механизмах агрессивности. С трудом поддается определению и само понятие агрессии. Внутривидовая и межвидовая агрессивность, вероятно, определяется разными механизмами.

Одной из самых дискуссионных в науке стала проблема спонтанности агрессии, выделенная еще К. Лоренцем (Lorenz K., 1963). Вопрос был поставлен так: является ли агрессивность реакцией на какой-либо фактор, или животные сами активно ищут ситуации для агрессии (рис. 3.3)? Понимание всех деталей этого



Рис. 3.3. Является ли агрессивность реакцией на какой-либо фактор, или животные сами активно ищут ситуации для агрессии?

механизма приобрело глобальное значение в проблеме агрессивности человека, поскольку в нем видели ключ к решению проблемы. Если агрессивность является заложенной потребностью, которая неизбежно найдет пути реализации, то единственной возможностью является «переориентация» ее в относительно приемлемое русло (наиболее часто в пример приводился спорт). Если агрессивность вызывается исключительно каким-либо внешним фактором, то следует постараться свести к минимуму действие этого фактора в онтогенезе. Эти два варианта виделись как две альтернативы. В психологии, часто ориентированной на более «оптимистичный» вариант, упорно отстаивалась версия реакции на фрустрацию.

Фрустрация — это состояние, возникающее в ситуации неосуществления какой-либо значимой для организма потребности.

Теоретические разработки феномена фрустрации занимают огромное место в психологии человека. У животных к аналогичному состоянию может привести отсутствие сенсорной обратной связи, подтверждающей ожидаемое.

Является ли фрустрация фактором, просто усиливающим агрессивность, или она и есть ее первопричина? Многие авторы, особенно бихевиорального направления, рассматривают фрустрацию как первопричину агрессии. Проявление фрустрации, действительно, весьма наглядно. В наблюдениях за крысами наибольший уровень агрессивности был в случае, когда голодные крысы видели корм, но он был им недоступен.

Но исчезает ли агрессивность, если убрать фрустрационные факторы, если мы пофантазируем и представим организм в «идеальных» условиях существования? Можно не сомневаться — не исчезнет.

Активное функционирование филогенетических поведенческих программ — важнейшая потребность. Вспомним птиц, строящих несуществующее гнездо и ловящих несуществующих мух. Пожалуй, наибольшее впечатление оставляет пример, приведенный И. Эйбл-Эйбесфельдтом. Он демонстрирует поведение *дятловых вьюрков (Castospiza pallida)*. Птицы, содержащиеся в неволе, кормились личинками насекомых и не знали забот о пропитании. Тем не менее они сами создавали ситуацию для реализации своего поведения в природе, рассовывая личинок по вольере, чтобы потом доставать их палочкой (Эйбл-Эйбесфельдт И., 1971).

Даже если нет инстинктов без стимулов (ключевой стимул может быть четко не выражен), это не значит, что инстинкт не будет запускаться в их отсутствие. Долгое бездействие инстинктивной программы — это тоже драйв. Этот факт заставляет вернуться к теме спонтанности инстинкта. Любая инстинктивная реакция требует своей реализации, а нереализованная реакция будет аналогична нереализованной потребности. «Котел» модели К. Лоренца рано или поздно переполняется и запускает слишком долго не функционирующую инстинктивную программу. Более того, в этологии с самого начала говорится, что аппетентное поведение — это не ожидание, а ***активный поиск*** релизеров.

Похожие взгляды высказывает В. Р. Дольник: «*Ограждая агрессивную личность от раздражителей, запускающих агрессивные реакции, мы не снижаем ее агрессивность, а только накапливаем. Полностью устранить агрессивность невозможно, поскольку она является одним из сильнейших инстинктов человека*» (Дольник В. Р., 2003).

Исходя из сказанного, странно, что проблема спонтанности агрессии сфокусировалась на вопросе: является ли агрессивность потребностью или инстинк-

тивной реакцией на стимул? Если агрессивность — это инстинктивная реакция на стимул, то это не значит, что отсутствие этих стимулов (той же фрустрации) решит проблему агрессии в человеческом обществе. Под спонтанностью следует понимать неотвратимость при устранении любых факторов. В этом плане можно привести слова К. Лоренца, что «*...мало какой аспект поведения столь ярко демонстрирует свою спонтанность, как явление агрессивности*» (Лоренц К., 1998). Например, *колюшка* изредка атакует модели и без красного пятна, которому традиционно предназначается роль релизера.

Реакция на фрустрацию ни в коей мере ***не опровергает*** спонтанность агрессии, поскольку спонтанно накопившаяся агрессия может разряжаться в виде инструментальных реакций вследствие снижения их порогов чувствительности. Эмоциональная модель мотивации В. Вилюнаса, которую мы рассмотрим ниже, дает свое объяснение этому положению. А. И. Шаталкин, даже отмечая переворот во взглядах на наследственность, благодаря исследованию эпигенетических механизмов, тем не менее, рассматривает агрессивность как одну из наиболее «канализированных» поведенческих программ (Шаталкин А. И., 2009).

Многочисленные исследования посвящены выяснению взаимосвязи изоляции, как инструмента фрустрации, и агрессивности. Удивительно, что животные, выращенные в изоляции, а затем помещенные к сородичам, вначале проявляют повышенную боязливость, которая сменяется затем необычной агрессивностью. Это наблюдение подтверждалось на *цыплятах, крысах, собаках, приматах*. Возможно, изоляция в раннем возрасте нарушает интеграцию процессов избегания и агрессии, формируя аномальную модель поведения, часто с необратимыми последствиями. Особенно четко это явление наблюдается у птиц. Неоднозначность результатов наблюдений, возможно, является следствием того, что изоляция влияет на развитие многих процессов и конечный результат определяется тем, какие из этих процессов преобладают.

Аналогичное воздействие оказывает неестественная обстановка. В живой природе такую ситуацию трудно представить, поскольку каждый вид живет строго в своей экологической нише. Но такие ситуации постоянно создает человек, помещая животных в неволю. Точно такой эксперимент поставил человек сам над собой, поместив себя в неестественную урбанизированную среду, что и явилось причиной не только роста агрессивности, но и ее патологизации.

Рост агрессивности отмечен в эволюции человека и до наступления эры цивилизации. Сомнительно, что дальние предки человека (дриопитеки, австралопитеки) отличались особой агрессивностью, но она явно демонстрирует тенденцию возрастания в ходе последующего антропогенеза. Можно отметить странный феномен каннибализма в эволюции рода *Homo*. Разные авторы обращают внимание на различные факторы, способствующие росту агрессивности в антропогенезе.

Л. Тайгер и Р. Фокс рассматривают взаимосвязь развития альтруизма внутри «своей» группы с усилением агрессивности на «чужую» группу. Эти авторы подчеркивают, что интеграция территориальных групп в ходе культурной эволюции человека проходила путем принадлежности к определенному символу. В настоящее время эти символы уже сами создают межгрупповые и межнациональные конфликты (Tiger L., Fox R., 1971).

Р. Ардри видит основной фактор роста агрессивности у человека в стимуляции филогенетической программы защиты собственной территории. Причиной

этого является прогрессирующее разделение первобытного общества на обособленные территории (Ardrey R., 1966).

Один из ведущих этологов современности Д. Моррис особое значение в формировании агрессивного поведения придает половому отбору (Моррис Д., 2001). Согласно его взглядам, изменение образа жизни наших предков в ходе антропогенеза повышало ценность агрессивности. Более агрессивные самцы стали рассматриваться как надежные защитники в межгрупповых конфликтах. Кроме того, все большую роль в жизни наших предков стала играть охота.

Ян Линдблад считает, что «первотолчок» к росту агрессивности у человека дала растущая способность метко разбивать ракушки моллюсков у «болотной обезьяны», которая одновременно совершенствовала взаимодействие глаз и руки (Линдблад Я., 1991).

Однако глобальной проблемой агрессивность стала именно в условиях цивилизации. Для понимания работы природных механизмов в нашем урбанизированном «зазеркалье» необходимо вначале рассмотреть общие закономерности социального поведения.



ГЛАВА 4

СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Законам природы люди повинуются,
даже когда борются против них.

И. В. Гёте (1749—1832),
немецкий мыслитель

Социальное поведение так же филогенетически детерминировано, как и любые другие виды поведения. Это наглядно демонстрирует сравнительный анализ, который особенно важен для понимания биологических корней организации человеческого общества.

4.1. Типы социальной организации

В этологических исследованиях был обнаружен широкий диапазон различных видов социальной организации. У высших животных их социальные структуры и социальное поведение в процессе эволюции достигают исключительной степени сложности и совершенства. Правда, провести четкие границы между разными социальными структурами в любых классификациях вряд ли возможно, поскольку в природе встречается много промежуточных вариантов. В общем виде все социальные структуры животных делятся на открытые и закрытые. Желающие могут провести параллель с аналогичными типами акционерных обществ.

Открытое сообщество. Состав группы не постоянен, «вход» и «выход» не закрыты для новых членов. Примерами могут служить кочующие стада копытных или стаи перелетных птиц. Хотя члены открытого сообщества «не знакомы» друг с другом, они могут продемонстрировать удивительную слаженность действий, заложенных в наследственной поведенческой программе. Так, стая *скворцов (Sturnus vulgaris)* может дружно атаковать и прогнать *ястреба-перепелятника (Accipiter nisus)*.

Закрытое сообщество. «Вход» в группу закрыт для посторонних обычно очень строго. Наиболее интересный вопрос при изучении закрытых сообществ связан с личным узнаванием его членов. Ответить на него весьма сложно. Люди часто переносят на животных свои собственные впечатления. К. Лоренц в остроумном эксперименте показал, что даже в паре *аистов (Ciconia ciconia)* с большим стажем «семейной» жизни «супруги» не узнают друг друга. Поэтому деление закрытых сообществ на «анонимные», где члены группы не узнают друг друга, и «персонифицированные», где члены группы «знакомы», вряд ли правомерно. Высшие приматы, многие хищные млекопитающие, крупные попугаи и другие высокоорганизованные животные, несомненно, способны к индивидуальному узнаванию. Относительно других животных вопрос остается открытым.

Как пример «анонимного» сообщества обычно приводят крыс, которые друг друга не узнают, но отличают своих от чужих по запаху. Крыса, впитавшая «чужой» запах, будет моментально убита сородичами. Но даже исходя из этого наиболее простого и наглядного примера, мы не можем полностью отрицать индивидуальное узнавание. Узнавание — это сложный и многогранный процесс, ему нельзя приписывать однозначное влияние на поведение и на основании этого строить рискованные экстраполяции. Даже у человека этот процесс неоднозначен, и патопсихология дает многочисленные крайние примеры. При желании можно вспомнить влияние «клановой» атрибутики на поведение, не зависящее от узнавания, а также примеры «раздвоения личности» в психопатологии, когда одна «личность» не узнает и не помнит другую (этот феномен мы рассмотрим в последней главе).

Следует отметить, что социальная структура в природе может быть довольно лабильной и меняться в зависимости от экологических условий. Этот факт указывает на относительность различных классификаций. Поэтому многие авторы, изучающие социальное поведение, принципиально отказываются от любых классификаций, предпочитая рассказывать только о конкретных систематических группах. Причем у изученных животных часто встречаются различные социальные структуры у близких видов и, наоборот, чрезвычайно похожие — у далеких систематических групп. Интересно, что первый вариант нам предоставляют *человекообразные обезьяны.*

Рассматривая тему социального поведения, следует отметить, что в этой области исследованы далеко не все животные. Излюбленные объекты сравнительной этологии: социальные насекомые (*пчелы, осы, муравьи, термиты*), врановые (*галки, вороны, сойки*), грызуны (*мыши, крысы*), хищные млекопитающие (*волки, медведи, кошачьи, гиеновые собаки*), приматы (*мартышки, павианы, человекообразные обезьяны)*. Тщательное изучение других объектов непременно даст много интересной информации.

4.2. Социальные взаимоотношения

Неотъемлемый атрибут закрытой социальной системы, который определяет ее структурированность, — это **иерархия доминирования.** Как филогенетическое наследие она является продуктом социальной эволюции, а как адаптация — своеобразным компромиссом плюсов и минусов социальной жизни.

Иерархическая система устанавливается в борьбе за ограниченные ресурсы. Слово «ограниченные» необходимо понимать в широком смысле, поскольку в природе все ресурсы для всех организмов ограничены. К ним относятся не только пища, но и наиболее привлекательные условия среды обитания (лучшее место на веточке, дупло, нора и т. п.), половой партнер.

Главное достоинство социальной иерархии — порядок в группе. Формирование иерархии обычно сопровождается большим количеством конфликтов, но когда она установлена, то наступает стабильность. Члены стаи уступают без сопротивления особям более высокого ранга, что минимизирует конфликты. Если в ходе эксперимента искусственно удалить лидера группы, то конфликты возобновятся. Интересную параллель демонстрирует сравнение уровней преступности в тоталитарных и демократических странах.

Таким образом, иерархии возникают как филогенетические адаптивные системы, способствующие уменьшению уровня внутривидовой агрессии путем выработки правил взаимодействия (Alcock J., 1984).

Сравнительные исследования разных видов животных показали различные виды иерархий, что напрямую связано с типом социальной организации. Далеко не всегда наблюдается простая линейная зависимость. Чаще выявляются сложные и многообразные взаимоотношения, поскольку в живой природе иерархии доминирования весьма пластичны. Это вносит большое разнообразие в социальные связи. Обычно, чем более суровые условия существования группы, тем более жесткая иерархия в ней наблюдается (Brown J., 1975). Интересно отметить параллельное наблюдение — чем более жесткая иерархия в группе, тем обычно более выражен половой диморфизм вида как следствие жесткого полового отбора. Обе закономерности имеют многочисленные исключения.

Подробно иерархические взаимоотношения описаны в специальных работах по конкретным группам, но некоторые показательные случаи следует рассмотреть.

Большое число примеров, демонстрирующих неоднозначность иерархии, приводит Р. Шовен. Из них наиболее интересен эксперимент по радикальному изменению иерархического ранга. Петухов с установившейся иерархией изолировали друг от друга, после чего они «забыли» свой ранг. Затем, в ходе остроумной системы воссоединения, получили группу тех же птиц с другой иерархией. Причем петух, который занимал последнее место в прежней иерархии, превратился в лидера группы (Шовен Р., 2009).

Примером, изменяющим наше представление о жесткости иерархии наших «ближайших родственников», может служить наблюдение Дж. Гудолл за *шимпанзе* в дикой природе. Когда *шимпанзе* невысокого ранга находил какое-либо лакомство, то остальные члены группы, в том числе и доминант, выпрашивали его (Гудолл Дж., 1992). Доминант не применял в этом случае свою силу и власть.

Другим не менее парадоксальным примером служит взаимосвязь доминирования и репродуктивного успеха. Раньше предполагалось, что взаимосвязь этих составляющих сама собой разумеющаяся. Однако этологические наблюдения обнаружили множество исключений из этого правила. Одним из примеров может служить уже рассмотренная выше клепто-репродуктивная стратегия. При этом выясняется, что иногда доминант не имеет преимуществ в репродуктивном успехе по сравнению с нижестоящими по рангу особями.

Еще одно явление представляет особый интерес и осложняет анализ иерархических взаимоотношений. Это феномен «разделения труда» в группе. Весьма ярко он проявляется у *бобров (Castor fiber)*, где мы находим «строителей», «охранников», «снабженцев», «дежурных, следящих за малышами». В этом случае в разных ситуациях на ведущие позиции могут выходить разные особи, более способные к тому или иному виду деятельности. Таким образом, в группе формируется несколько «ролевых иерархий». Разделение труда в группе подразумевает наличие сотрудничества, которое выражается совместными действиями в охоте, защите от врагов, выращивании потомства и т. п.

И, наконец, нельзя не отметить сохранение родственных уз в стаях высокоразвитых животных. У обезьян связи между детьми и родителями могут сохраняться всю жизнь. По этому поводу Р. Шовен пишет: «*У приматологов возникает сомнение, не слишком ли мы переоцениваем роль доминирования, не слишком ли мы пренебрегаем родственными отношениями, которые в жизни обезьян име-*

ют, быть может, большее значение, хотя и выражены менее явно» (Шовен Р., 2009).

Таким образом, в сообществах животных мы встречаемся не только с конкуренцией за место в иерархии. Не меньшую роль, чем агрессивность, связанную с поддержанием структуры сообщества, играют различные виды взаимопомощи.

Ярким примером поведения такой направленности служит **альтруизм,** который обнаружен среди многих животных сообществ. Альтруизмом называют поведение, направленное на благополучие других сородичей. Он долгое время был одной из загадок эволюционной биологии, поскольку создавалось впечатление, что это невыгодная стратегия. Альтруистическое поведение неоднократно пытались объяснить теорией группового отбора, но сама эта теория до сих пор не получила убедительного обоснования, а потому не находит широкой поддержки ученых.

Разработанная американским эволюционистом Р. Триверсом теория **реципрокного** (взаимного) **альтруизма** показала, что взаимный альтруизм может являться адаптивной стратегией, если существуют адекватные контролирующие механизмы, способные выявлять «обманщиков». Анализ Р. Триверсом «дилеммы заключенного» (рассматривается модель разных вариантов подкупа заключенного, чтобы он выдал своих товарищей) показал, что выгодность стратегии радикально меняется, если имеешь дело с одним партнером не один, а несколько раз (Trivers R., 1971).

Наиболее впечатляющий пример реципрокного альтруизма в природе — взаимовыручка летучих мышей *вампиров* (*Desmodus rotundus*). *Вампиры* живут многотысячными колониями и питаются кровью крупных копытных. Для *вампира* остаться двое суток без крови равносильно смерти, от которой его может спасти помощь другой особи. Альтруистические взаимоотношения у вампиров, в первую очередь, наблюдаются между родственниками, что указывает на способность к индивидуальному узнаванию. Но и между отдельными неродственными особями часто возникает тесная «дружба», которая может длиться годами (*вампиры* живут более 12 лет).

Однако явление альтруизма не столь однозначно. Исследования африканских *сурикат* (*Suricata suricata*), мелких зверьков из семейства виверровых (сем. ***Viverridae***), выставляющих «часовых» во время кормежки групп, показали, что смертность этих «часовых» от хищников минимальна (рис. 4.1). Поэтому функция «часового» может рассматриваться как весьма желанная, если зверек достаточно

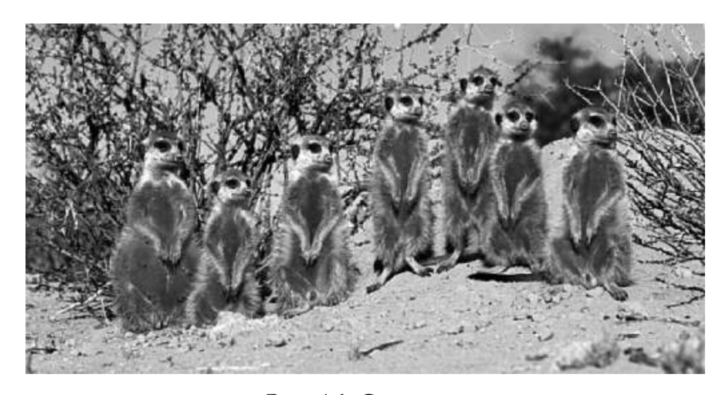


Рис. 4.1. Сурикаты

сыт. С другой стороны, у *зайцев* «барабанный бой» лапками, предупреждающий сородичей об опасности, действительно несет смертельную угрозу для «барабанщика», но эта функция почти полностью генетически детерминирована.

Не является редкостью в природе сочетание самоотверженной взаимопомощи и жесткой иерархии в группе, что лишний раз подтверждает их филогенетическую природу. Наглядно демонстрируют данное положение этологические наблюдения над обезьянами, гиеновыми собаками и многими другими животными. Излюбленный объект киносюжетов о живой природе — *гиеновые собаки (Lycaon pictus),* проявляют чудеса организации охоты и взаимопомощи при чрезвычайно жесткой иерархии.

В проявлении альтруистического поведения разных животных демонстрируется широкий диапазон сочетаний инстинкта и научения. Новое видение альтруизм получил в теории сверхорганизма, с которой мы познакомимся ниже.

Вероятно, фактор альтруистических отношений оказал заметное влияние на ход антропогенеза, особенно в эволюции *Homo sapiens*. Возможно, именно альтруистическое поведение, заложенное в геноме *Homo sapiens*, обеспечило этому виду успех в конкурентной борьбе с другими видами *Homo*.

4.3. Коммуникация

Одним из основных факторов, способствующих формированию социального поведения в эволюции, явилась система коммуникации. Невозможно представить социальное поведение без обмена информацией между особями. Следует заметить, что исследования коммуникативных возможностей животных всегда вызывают многочисленные дискуссии из-за сложности поднимаемых вопросов.

Коммуникация в природе охватывает широкий круг явлений. Как правило, система воспроизведения и опознания сигналов у животных генетически детерминирована. Иногда «запуск» этой системы требует определенных внешних условий. Большинство животных в определенной степени специализированы на доминирующей сенсорной модальности. Можно выделить несколько основных типов коммуникаций.

Т а к т и л ь н а я. Важный способ коммуникации насекомых, ракообразных и многих других членистоногих. Сюда же относится груминг (активное поведение животных, направленное на очистку поверхности тела) приматов (рис. 4.2).



Рис. 4.2. Груминг приматов

Звуковая. Наиболее наглядным примером является пение птиц, но уникальный рекорд принадлежит *горбатому киту (Megaptera novaengliae)*, который распознает звуки сородичей за десятки километров.

Химическая. Основной способ обмена информацией у большинства млекопитающих, но рекорд принадлежит представителям другого класса — самец бабочки способен распознать феромоны самки за 4—5 км.

Зрительная. Несмотря на возможность действия лишь на небольших расстояниях (в пределах видимости), представляет собой один из важнейших видов коммуникации у высокоорганизованных представителей (попугаев, крупных хищников, приматов и особенно у человека). В природе зрительная коммуникация выражается через позы, жесты, движения, ритуальные демонстрации, брачные танцы и т. п.

Часто сигналы разных модальностей скомбинированы вместе внутри видоспецифичной поведенческой программы.

Явление коммуникации особенно наглядно демонстрирует роль критических периодов в онтогенезе для социального поведения. Отсутствие социальных контактов в критический период обычно невосполнимо и не позволяет особи в дальнейшем быть полноценным членом своей группы. В первую очередь это относится к детским играм со сверстниками и общению с матерью. В играх животные учатся драться, защищаться, проявлять сообразительность и смелость, отстаивать свои интересы, что в будущем и определит их место в иерархии. Некоторые авторы считают, что именно в игре происходит интеграция отдельных ФКД в целостные модели социального поведения (Фабри К. Э., 1993).

Коммуникативные сигналы играют ключевую роль в репродуктивной изоляции видов. В природе практически не встречаются межвидовые гибриды. Вместе с тем, их сравнительно легко получить в лабораторных условиях. Значит, не генетический фактор нескрещиваемости является в данном случае причиной отсутствия гибридов в природе, а коммуникативный. Особенно четко различие репродуктивных сигналов выражено у родственных симпатрических видов, схожих морфологически.

Коммуникативное поведение социальных животных неразрывно связано с явлением **ритуализации.** Термин «ритуализация» был предложен выдающимся английским биологом-эволюционистом Дж. Хаксли (1887—1975). Так он назвал эволюционный процесс, при котором определенные формы движения в ходе филогенеза утрачивают свою первоначальную функцию и приобретают символическое значение. Таким образом, возникает новый инстинктивный акт, который становится самостоятелен, как и любой другой. Поскольку ритуалы выражаются определенными позами и движениями, представляющими собой ФКД, их сигнальное значение понятно всем членам группы без обучения.

Отправной точкой процесса ритуализации, как правило, служит рассматриваемый нами далее конфликт мотиваций. Обычно в конфликте задействованы альтернативные тенденции: в одну сторону — стремление к пище, половому партнеру, агрессии, в другую сторону — страх. Обычно этот конфликт выражается поведенческим внутренним противоборством «приближение-избегание». Между этими конфликтными тенденциями начинается борьба за доминирование. Итогом такой борьбы является ритуализированное поведение, которое выглядит как неполная форма поведенческого акта. Так, поза угрозы — это почти всегда комбинация тенденций к атаке и бегству. Чем больше изменяется в процессе ритуализации форма движения, тем больше изменяется и его значение. Эту зависимость К. Лоренц продемонстрировал на примере семейства утиных

(Лоренц К., 1998). Он же подробно рассмотрел ритуал «триумфального крика» у гусей (Лоренц К., 1984). Теоретические разработки явления ритуализации проводились и Н. Тинбергеном (Tinbergen N., 1952).

Посредством ритуальных демонстраций достигается сохранение установившихся иерархических отношений и поддержание порядка в иерархической структуре. Основные демонстрации символизируют либо угрозу, либо умиротворение. В первом случае имитируется увеличение размеров тела (поднятие перьев, плавников, шерсти), во втором случае — уменьшение размеров, подставка уязвимой части тела, воспроизведение детского поведения или поведения самки.

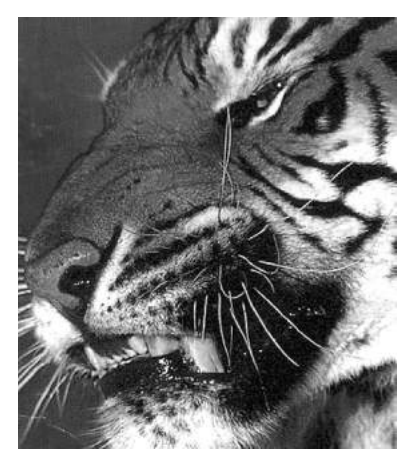


Рис. 4.3. Демонстрация своего «оружия» часто позволяет избежать столкновения с конкурентами

В этологии рассматриваются многочисленные примеры ритуализации агрессии. Как было сказано выше, агрессия — весьма грозное оружие. Демонстрация агрессии вместо нападения позволяет избежать физического противоборства, опасного для обеих сторон. При этом демонстрируются средства защиты и нападения, которыми обладает животное, преувеличиваются его размеры (рис. 4.3). Часто борьба за высокий ранг осуществляется не драками, а ограничивается ритуальными демонстрациями. В уменьшении негативного влияния внутривидовой агрессии заключается важнейшее эволюционное значение ритуалов.

Эволюционные преобразования ритуалов активно изучаются в этологии. Этологи добились больших успехов в интерпретации ритуализированных демонстраций. Однако в эволюционном механизме возникновения ритуалов остается много неясного.

Дж. Хаксли отождествлял ритуалы животных и ритуалы человека, возникшие в ходе культурно-исторического процесса. Такая точка зрения получила поддержку многих этологов. К. Лоренц приводит многочисленные примеры необычной силы стереотипов в поведении человека (Лоренц К., 1998). Хотя конкретные стереотипы формируются в ходе онтогенеза, сама прочность стереотипов имеет генетическую обусловленность.

В природе мы встречаем многочисленные примеры не только внутривидовой, но и межвидовой коммуникации. Весьма похожи демонстрации, рассчитанные на обман врага. Обычно они связаны с окраской тела, направленной на подражание «выгодному» в данной ситуации образцу. Такое явление получило название **мимикрия.** Это может быть и покровительственная окраска, делающая животное незаметным, и, наоборот, яркая окраска, делающая его похожим на кого-либо опасного. Во втором случае общей тенденцией является увеличение объема тела и «пятна-глаза», которые мы наблюдаем у самых разных животных (рис. 4.4).



Рис. 4.4. «Пятна-глаза» часто наблюдаются у разных бабочек

Интересна коммуникация при симбиотическом взаимоотношении, представляющая иногда сложные формы поведения. Классическим примером могут служить отношения птицы *медоуказчика (Indicator indicator)* и хищника из семейства куньих (*сем.* ***Mustelidae***) *медоеда (Mellivora capensis)*.

Среди беспозвоночных процесс коммуникации наиболее подробно изучен у *пчелы* (*Apis mellifera*) благодаря трудам выдающегося австрийского ученого, лауреата Нобелевской премии 1973 г. К. фон Фриша (1886—1983). В своем поведении пчела использует сложнейший «инструментарий», включающий анализ магнитного поля Земли, навигацию по Солнцу, обоняние, цветовое зрение, способность распознавать зрительные образы и многое другое. Уникальным языком коммуникации являются танцы пчел, подробно описанные ученым (Фриш К., 1980). Столь совершенное поведение пчел жестко запрограммировано. Пчелы способны к научению, но и сам процесс научения у них также запрограммирован. Впрочем, этот вопрос вызывает разногласия среди биологов.

Изучение коммуникации животных заставило по-новому посмотреть на их социальные взаимоотношения. Такие отношения являются сферой особо бурных дискуссий вокруг «ключевого вопроса». Даже сам термин «социальное» в гуманитарной традиции употребляется как «сугубо человеческое», неправомерно противопоставлен «биологическому» (подробнее см.: Курчанов Н. А., 2008). Однако именно в филогенетических истоках социального поведения лежат наиболее острые проблемы нашего мира. Перед непосредственным рассмотрением этих проблем познакомимся с уникальным типом социальной организации — эусоциальностью. Ее часто сравнивают с глобальной системой человечества.

4.4. Эусоциальность как феномен эволюции

Крайним вариантом ролевой иерархии, которая закономерно сопровождается морфофизиологической дифференциацией, является **эусоциальность**. Морфофизиологическая дифференциация проявляется наличием разнообразных каст внутри вида. Важнейший аспект эусоциальности — репродуктивная дифференцированность. Единственной фертильной самкой обычно является одна особь.

В своем наиболее законченном виде эусоциальность представлена в двух отрядах насекомых: равнокрылых (отр. ***Homoptera***) у *термитов* и перепончатокрылых (отр. ***Hymenoptera***) у *пчел, ос, муравьев*. Хотя внешне их многотысячные сообщества кажутся похожими, они имеют существенные отличия. Постоянно обнаруживаются новые варианты семей перепончатокрылых эусоциальных насекомых. Социальная жизнь этих удивительных созданий описана в многочисленных книгах.

«Рабочие» *пчелы* представлены бесплодными самками, которые выполняют функции помощников в выращивании потомства, а «трутни» — гаплоидными самцами. Резкие морфологические отличия имеют представители касты «солдат» у *термитов*. Их специализация для «военных действий» зашла так далеко, что «солдаты» не способны даже самостоятельно питаться и находятся на обслуживании у других членов сообщества. Весьма интересным примером является каста «затычек» у *муравьев-древоточцев*, в «обязанности» которых входит закрывать своим телом проход. У всех видов «матка» — единственная фертильная

самка, которая в астрономических количествах продуцирует яйца для оплодотворения.

Касты обычно формируются в личиночном возрасте. Этот процесс определяется генетической программой, опосредованной внешними факторами — питанием, феромонами, воздействием других особей. Разнообразие каст можно рассматривать как проявление дискретной (а не плавной) нормы реакции.

Эусоциальность обнаружена не только у насекомых. Поразительным примером эусоциальных млекопитающих являются *голые землекопы* (*Heterocephalus glaber*) из отряда грызунов (отр. ***Rodentia***). Они образуют огромные (до 250 особей), хорошо интегрированные колонии, прокладывающие многокилометровые подземные ходы. Так же как и у общественных насекомых, у *землекопов* выделяются свои касты: «переносчики», «проходчики», «охранники». Еще более поразительно сходство в процессе размножения, в котором принимает участие единственная плодовитая самка-матка. Она подавляет репродуктивную функцию других самок, однако, в отличие от насекомых, не полностью. После смерти матки половая функция у других самок может быть восстановлена.

В 1996 г. был обнаружен первый эусоциальный морской организм — креветка *Synalpheus regalis* (класс ***Crustacea***). Колонии этих ракообразных включают одну царицу и более трехсот неразвитых самок (Шукер К., 2006).

Эусоциальность, вероятно, явилась вариантом эволюции репродуктивной стратегии, когда на повышение выживаемости определенного потомства работают тысячи помощников, лишенных способности к размножению. Механизмы этого варианта, в частности механизм подавления репродуктивной функции, во многом остаются неясными. Как и большинство явлений природы, эусоциальность не имеет четких границ, а связана с другими типами социальной организации многочисленными переходными формами. Такими формами служат различные варианты совместной заботы о потомстве с той или иной степенью репродуктивного подавления. В определенной степени такие явления мы можем наблюдать у стайных хищных млекопитающих. Часто в сообществах самоотверженная взаимопомощь сочетается с жесткой конкуренцией за право размножения. Одним из изученных примеров является сообщество американского *желудевого дятла*, где забота об общем потомстве совмещается с уничтожением у конкурентов яиц и птенцов (Резникова Ж. И., 2005). Часто необычайно запутанные социальные отношения разных животных остаются непонятными исследователям.

Явления эусоциальности и альтруизма оказались в центре внимания социобиологов, во многом определив лицо этого направления. Особенно бурные и долгие дискуссии вызвала теория **сверхорганизма,** представляющая всю эусоциальную колонию как единый «организм», а каждую особь колонии — как «клеточку» этого «организма». Самым наглядным примером сверхорганизма может служить португальский кораблик (*Physalia physalia*) из класса гидроидных (кл. ***Hydrozoa***) типа кишечнополостных (т. ***Coelenterata***). Все «органы» кораблика представляют собой видоизмененные особи, приспособленные для строго определенных функций. Они происходят из полипов, которые не открываются, как у других гидроидных, а дифференцируются в разных направлениях, в зависимости от своего расположения.

В последнее время теория сверхорганизма приобрела новых приверженцев. Не только социальные сообщества, но и каждое крупное животное (включая человека) можно рассматривать как «сверхорганизм», чье функционирование обеспечивается единством метаболизма макроорганизма и огромного числа

микроорганизмов-симбионтов (Марков А., 2010). Понимание фундаментальной роли паразитизма в эволюции органического мира заставило некоторых авторов рассматривать его как особую форму симбиотических отношений (Ройтман В. А., Беэр С. А., 2008). Взаимосвязь геномов такого сверхорганизма оказалась более тесной, чем предполагалось ранее, а эволюционные аспекты этой взаимосвязи нам еще только предстоит оценить.

В русле теории сверхорганизма становятся понятны эволюционные преимущества альтруизма, роль которого также недооценивалась. Были попытки подойти с позиции этой теории и к современному человечеству.

* * *

Наличие таких социальных поведенческих явлений, как альтруизм, иерархии, эусоциальность, среди представителей разных систематических групп наводит на мысль о конвергентном характере их эволюционного становления. Значит, каждая из них выполняет ***сходную*** роль в социальной эволюции разных видов. Как считал К. Лоренц: «*Совпадения в поведении могут возникать только так*» (Лоренц К., 1998). Такой факт имеет большое значение в понимании социального поведения человека. В этом плане нам необходимо рассмотреть явление стресса, который неизбежно сопровождает любые социальные отношения.

4.5. Стресс

Понятие стресса ввел в 1927 г. американский физиолог У. Кеннон (1871—1945) для обозначения физиологических реакций, возникающих в организме человека и животных под действием несущих угрозу факторов. Наибольший вклад в исследования этого явления внес известный канадский ученый Г. Селье (1907—1982), который обратил внимание на общность симптоматики при разных видах повреждающих воздействий. К 1936 г. Г. Селье разработал теорию **общего адаптационного синдрома,** в которой рассматривал стресс как эволюционную адаптацию (Селье Г., 1972).

Работы Г. Селье стимулировали всеобщий интерес к природе стресса, но неоднозначность такого сложного явления породила множество разных взглядов. Обобщая их, можно рассматривать стресс как неспецифичную, системную адаптивную реакцию организма на отклонение условий существования от привычных (Жуков Д. А., 2007).

Неспецифичность представляет важный момент концепции стресса, подразумевая, что одну и ту же реакцию организма могут вызвать разные раздражители. Системность предполагает реагирование на стресс всех систем организма. Адаптивность раскрывает механизм стресса, очень схожий у животных и человека. Стресс — это мобилизация энергетических резервов организма в ответ на новую ситуацию. В природе это не просто адаптивная стратегия, а адаптация, имеющая первостепенное значение, часто решающая ключевой вопрос «жить или не жить». Новая ситуация может нести с собой опасность, поэтому организм должен быть во всеоружии. В своих работах Г. Селье подчеркивал неспецифичность стресса, однако современные исследователи указывают на его некоторую специфичность в зависимости от происхождения.

Реагирование на стресс в значительной степени предопределено генетически. Однако данный признак имеет весьма широкую норму реакции. Так, неоднократно показано, что на тип оборонительной реакции (бегство или борьба) весьма сильно влияет воспитание (Шовен Р., 2009).

Как это характерно для всякого генетически детерминированного процесса, реагирование на новизну в ходе эволюции становится потребностью организма. Хорошо известно негативное влияние однообразия, причем чем выше организация животного, тем более разрушительно отсутствие эмоционально окрашенных впечатлений. В определенных границах стресс оказывает благотворное и стимулирующее влияние на организм.

В современном человеческом обществе мы наблюдаем обратную картину. Параноидная погоня за «новизной», за «новыми впечатлениями и ощущениями» приводит к тотальной опустошенности, неспособности эти впечатления воспринимать. Как это ни парадоксально, бешеный темп современной цивилизации загоняет людей в унылое однообразие. В этом плане интересен взгляд с позиции современного общества на военное время, которое считается максимально стрессогенным. В литературе описаны многочисленные воспоминания бывших фронтовиков, «заброшенных» затем в «общество потребления». Многие из них вспоминают войну как наиболее яркий период жизни, а послевоенное время — как тусклое и бессмысленное (Сакс О., 2010). С другой стороны, жизнь человека в калейдоскопической смене раздражителей, в гигантском информационном потоке, в состоянии неопределенности лежит за пределами физиологических возможностей организма. Все это сопровождается хроническим стрессом.

Состояние, к которому приходит организм после определенного времени хронического стресса, получило название «выученная беспомощность». Она тесно связана с таким явлением, как **депрессия.** Депрессивное состояние также имеет биологические эволюционные корни, выполняя функцию предохранительного клапана в социальном поведении животных и наших предков. На какой-то период оно должно гасить излишний эмоциональный накал, уменьшая этим вероятность кровопролития во внутривидовых конфликтах. В современном обществе депрессия, став перманентным состоянием многих людей, потеряла свою адаптивную функцию. Как водоворот она засасывает все большие массы людей, становясь непреодолимой проблемой для общества и медицины (рис. 4.5).



Рис. 4.5. В современном обществе депрессия засасывает все большие массы людей

Развитие эпигенетики показало значительно более выраженное, чем считалось ранее, влияние стресса на генетический аппарат клетки. Это влияние находится сейчас в центре внимания исследователей эпигенетической наследственности. Стрессы могут влиять на частоту мутаций и рекомбинаций, увеличивать подвижность транспозонов, изменять эпигенетическую регуляцию генотипа. В какой-то степени стресс демонстрирует возможность «наследования приобретенных признаков».

4.6. Социальное поведение и будущее человечества

Наш привычный мир техногенной цивилизации существует буквально мгновение по сравнению со временем формирования человека. Эволюция человека происходила в условиях, совершенно отличных от условий современного общества, поэтому человек несет в себе модели поведения, сформированные в его далеком прошлом, когда он сам был еще интегрирован в природную среду.

Этологией накоплен обширный материал, показывающий кардинальное изменение нормального поведения при изменении условий существования. Показана патологизация поведения при попадании животных в «цивилизованные» условия. При одомашнивании быстро разрушаются модели адекватного поведения, заметно падает сообразительность животных (Эрман Л., Парсонс П., 1984).

Резкой деформации подвергается агрессивное поведение. Так, в естественных условиях у обезьян крайне редко отмечаются случаи убийства детенышей при «смене власти» новым вожаком. Однако в неволе убийство самцами детенышей принимает закономерный характер (Фридман Э. П., 1979). Отмечено значительное возрастание агрессивности у «городских» *макак-резус* (*Macaca mulatta*), по сравнению с их сородичами, живущими в естественных условиях (Фридман Э. П., 1985). Меняется поведение и возрастает агрессивность у и без того агрессивных павианов. При этом не только возрастает агрессивность, но и происходит ее качественное изменение. Драки животных становятся более жестокими, исчезают блокирующие механизмы, что нередко приводит к смертельным исходам.

Таким образом, урбанизированная среда, извергающая на головы своих обитателей потоки стрессогенных факторов, не располагает к нормальному поведению. Особое значение имеет фактор перенаселенности, который мы рассмотрим подробнее.

Жизнь всех существ на Земле подчиняется единым экологическим закономерностям, по которым регулируется численность каждого вида в биосфере. В живой природе чрезмерно размножившийся вид быстро возвращается к норме. Причем в ходе эволюции природа выработала не только такие «радикальные» методы, как голод и болезни, действие которых наглядно, но и «превентивные программы», направленные на постепенное уменьшение численности популяции. Механизм таких программ еще во многом непонятен, но они активно разрабатываются в новых эволюционных теориях. Вспомним концепцию саморегуляции В. Винн-Эдвардса.

Действительно, в естественных сообществах перенаселение случается редко. Какие предполагаются биологические механизмы регуляции? Естественный отбор, с его избирательной элиминацией, не очень подходит на эту роль. Вероят-

но, существуют особые элиминирующие факторы, которые запускаются своими сигналами. Причем сигнал перенаселенности действует даже независимо от количества пищи: неоднократно отмечалось, что повальная смертность из-за перенаселенности часто вызывается стрессом еще до израсходования пищевых ресурсов.

Впервые этот феномен четко был продемонстрирован в классической работе Дж. Колхауна 1962 г. «Плотность популяции и социальная патология» на крысах. В ней показано, что даже при избытке пищевых ресурсов увеличение численности популяции сопровождается синхронным падением рождаемости, регулируемым нейрогуморальным механизмом (Calhoun J., 1962). Если перенаселение все же происходит, то устраняется ***неизбирательной*** элиминацией, которая не приводит к дифференциации популяций (Назаров В. И., 2005). Широко известный пример такого явления демонстрируют лемминги. Вероятно, на пороге «неизбирательной элиминации» стоит и современное человечество, которое давно устранило действие естественного отбора. К сожалению, несмотря на полувековой возраст работы Дж. Колхауна, ее результаты неведомы для политиков и законодателей, принимающих абсурдные законы.

Вероятно, элиминирующие факторы при перенаселенности, в первую очередь, воздействуют на половое поведение и процессы размножения. Можно наблюдать атрофию половых желез, эмбриональную смертность, ухудшение качества потомства у многих животных (Шовен Р., 2009). У них деформируется родительское поведение, что выражается в плохой заботе о потомстве, а иногда и умерщвлении его. Часто животные вообще не размножаются. Даже если потомство появилось на свет и осталось в живых, лишенное родительской заботы, оно вырастает с нарушенными инстинктами и еще хуже заботится о своем потомстве (Тинберген Н., 1978). Постепенно рождаемость падает, смертность растет.

Выраженную деформацию полового поведения мы можем наблюдать в ходе истории у человека. Давно известен факт резкого падения рождаемости в больших городах, что нередко сопровождается отчуждением и безразличием к своим детям. Урбанизация обычно сопровождается эротизацией общества, но при этом половое поведение деформируется, что нарушает нормальный процесс размножения. Отклонения в сексуальной практике (гомосексуализм, транссексуализм, садомазохизм), которые описывались ранее в специальной медицинской литературе как некая «экзотика», с расширением урбанизации начинают принимать массовый характер.

Другим критерием экологического неблагополучия в природе является аутоагрессия. Ее не следует понимать слишком буквально. Даже у животных она может проявляться весьма разнообразно, но всегда сопровождается нарушением инстинкта самосохранения, что порождает массовую гибель. У людей аутоагрессия проявляется в самом широком диапазоне — от апатии до суицида. К ней можно отнести и такие «родимые пятна» цивилизации, как алкоголизм, наркомания, психоразрушающая музыка, «теловредительство», наличие изуверских сект. Чем выше плотность населения, тем легче распространяются психические эпидемии. Рост числа суицидов в эпоху индустриальной цивилизации, столь нагляден, что игнорировать его, при самом большом желании, будет очень трудно.

Предельная численность населения на Земле при современном уровне потребления, позволяющая существовать биосфере как саморегулирующейся системе, составляет всего 200 млн человек (Дольник В. Р., 2003). Сейчас эта цифра превышена в 30 раз и продолжает возрастать, что показывает неизбежность скорого начала сокращения численности населения. Человечество не позволяет

голоду контролировать возрастание численности населения, направляя на борьбу с ним огромные ресурсы. Эта борьба идет с колоссальным напряжением сил, не считаясь с последствиями для биосферы. Поскольку человек — часть биосферы, то ее разрушение — это уничтожение будущего человечества. В экологии стало весьма модным разрабатывать различные сценарии будущего, которые не прибавляют нам оптимизма.

«*Какая участь ждет современного человека, располагающего всем необходимым для коллективного самоубийства?* — спрашивает шведский ученый Ян Линдблад. — *Нетрудно понять, что нынешнее человечество, скученное в больших городах, должно испытывать постоянный стресс, в корне подрывающий основы совместного проживания, как индивидуумов, так и групп*» (Линдблад Я., 1991).

Такое положение возникло не на пустом месте. Были и эволюционные предпосылки на пути к «покорению» природы. Эти аспекты мы рассмотрим в разделе, посвященном эволюции психики человека в ходе антропогенеза. А сейчас вернемся к «ключевому вопросу» поведенческих наук и рассмотрим его вторую составляющую — научение.



ГЛАВА 5

НАУЧЕНИЕ

Мы не в силах придумать человеку лучшую похвалу, чем сказать, что он одарен от природы.

М. Монтень (1533—1592),
французский философ

Индивидуальная приспособительная деятельность животных реализуется в ходе онтогенеза в процессах научения. Эта область является наглядной демонстрацией творчества Природы.

Возникновение системы научения хорошо объяснимо с эволюционной точки зрения. Жесткая детерминация поведенческих программ, хотя и создает определенные преимущества на ранних этапах филогенеза, имеет свои пределы совершенствования. Более прогрессивным оказалось направление самостоятельного решения организмом адаптационных задач. Сколь широки возможности на этом пути, мы узнаем из последующего материала.

5.1. Поведение в онтогенезе

В ходе онтогенеза происходит взаимодействие генетической информации, заложенной в зиготе, и информации, поступающей из окружающей среды, Это, в конечном счете, и формирует конкретный тип поведения, механизм которого можно понять, только изучая онтогенез. При этом мы можем наблюдать резкое изменение моделей поведения животных, призванных обеспечить их приспособительную деятельность к конкретным условиям существования. Для реализации столь сложного механизма регуляции в процессе эволюции возникает нервная система, в рамках которой у позвоночных образуется такая уникальная структура, как головной мозг.

При развитии с метаморфозом у беспозвоночных фундаментальные различия структурной организации личинки и имаго сопровождаются не меньшими различиями в поведении. У позвоночных весьма наглядны и наиболее хорошо знакомы различия в поведении между детенышами и взрослыми у крупных млекопитающих, особенно у хищников. Веселые, общительные, игривые медвежата резко контрастируют с угрюмыми, агрессивными взрослыми медведями, ведущими одиночный образ жизни.

Мотивационные причины для одинаковых видов активности претерпевают не менее радикальные изменения.

У птиц клевание птенцов может быть не связано с процессом еды, элементы репродуктивного поведения не связаны с половым возбуждением, а беззлобные наскоки не являются агрессией. Все это отработка элементов взрослого поведения, которые будут запускаться совсем другими мотивационными факторами.



Рис. 5.1. Игра — незаменимое условие полноценного развития детенышей

У млекопитающих тренировка и шлифовка врожденных поведенческих программ происходит в детских играх, поэтому игра — необходимое и незаменимое условие полноценного физического и психического развития (рис. 5.1). Неудержимая тяга к игре принципиально отличает поведение взрослых и детенышей. Детеныши, лишенные в детстве общения и игр, вырастают трусливыми, неспособными к нормальным контактам, в том числе с половыми партнерами. Они будут плохо заботиться о своих детенышах. Все вышесказанное в полной мере относится и к человеку.

Исследования современной эпигенетики открывают перспективы ясного понимания механизмов подобных изменений. В основе фенотипической пластичности обычно лежит активация или инактивация различных сигнальных факторов, запускающих биохимические каскады. Такие изменения могут обусловливать эпигенетическую наследственность, что уже отмечалось в явлении длительных модификаций. У млекопитающих материнская забота, выражающаяся в вылизывании детенышей, изменяет характер метилирования генов глюкокортикоидного рецептора в *гиппокампе* мозга, что активирует их экспрессию и запускает длинный сигнальный каскад. В результате такие детеныши, по сравнению с детенышами «холодных» матерей, вырастают более стрессоустойчивыми, с лучшей памятью и способностями к научению (Шаталкин А. И., 2009). Противоположное, злобное поведение матери по отношению к детям программирует аналогичное поведение у них.

Таким образом, поведение матери влияет на экспрессию генов потомства, изменяя их фенотип. В этом и заключается суть программирования поведения, материальной основой которого служит эпигенетическая наследственность. Особенно четко подобный феномен проявляется у человека. В интересной и глубокой книге А. И. Шаталкина мы читаем: «*Сейчас доказано, что на гены может влиять наш жизненный опыт. В частности, условия семейной жизни, так или иначе, определяют нашу уязвимость ко многим системным болезням: ожирение, болезни сердца, психические расстройства и др., которые подстерегают нас в зрелые и старческие годы*» (Шаталкин А. И., 2009).

В применении терминов «научение» и «обучение» у разных авторов нет единства, поэтому остановимся на первом термине. Широко известно определение, которое дал научению английский зоолог и этолог У. Торп: «*Научение —*

это проявление адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта» (Thorpe W., 1963). Как и большинство определений, оно весьма неоднозначно: мы увидим дальше, что далеко не все изменения адаптивны. Поэтому можно принять более общее определение: *научение — это относительно стойкие изменения в поведении, возникающие в результате опыта* (Блум Ф. [и др.], 1988).

Существуют разнообразные классификации видов научения, что также указывает на неоднозначность этого понятия. Между выделяемыми разными авторами категориями нет четких границ, причем эти границы все более стираются по мере увеличения наших знаний о механизмах поведения. Этот вопрос мы подробно разберем в следующей главе.

В данной главе мы охарактеризуем обычно выделяемые типы научения, основными из которых являются неассоциативное, ассоциативное и когнитивное.

5.2. Неассоциативное научение

Если научение обусловлено действием средовых факторов и не требует совпадения (ассоциации) внешних сигналов с определенной деятельностью организма, его можно назвать неассоциативным. Считается, что это наиболее примитивная форма научения, которая часто рассматривается как совокупность простых физиологических реакций. Однако некоторые авторы не согласны с таким утверждением, считая неассоциативное научение отнюдь не простым механизмом. Обычно выделяются два вида неассоциативного научения.

Привыкание (габитуация). Заключается в ослаблении реакции при повторном предъявлении раздражителя. Привыкание не является утомлением, оно зависит от специфичности стимула и силы раздражения. Чем выше частота повторного раздражения, тем сильнее выражено привыкание, а чем раздражение сильнее, тем привыкание слабее.

Привыкание избавляет организм от необходимости реагировать на раздражение, не имеющее для него значения. Обычно это происходит тогда, когда выясняется, что стимул не связан с опасностью. В основе привыкания лежит нейрофизиологический механизм торможения.

Наглядным простым примером привыкания может служить отдергивание тела улитки, которое ослабевает при многократном механическом повторении. Другим наглядным примером может служить реакция на ориентировочный рефлекс — при частом повторении вызвавшего его раздражителя он постепенно затухает. Но еще более наглядный эксперимент поставил над самим собой человек, привыкнув не реагировать на самые немыслимые воздействия в условиях урбанизации. Этот же механизм показывает абсурдность рекламной истерии современного «общества потребления».

Сенситизация. Это усиление ответа на специфичный стимул. При сенситизации животные обычно воспринимают некие угрожающие или раздражающие стимулы, учатся распознавать их как признаки опасности. Механизмы сенситизации являются составными элементами многих видов научения. Так, два процесса сенситизации выделяют в половом поведении самцов крыс (Хайнд Р., 1975). Нейрофизиологическая модель этого механизма будет рассмотрена в дальнейшем.

Привыкание и сенситизация характерны для всех животных, обладающих нервной системой, даже самой примитивной.

5.3. Ассоциативное научение

Ассоциативное научение (обусловливание) — это процесс образования условных рефлексов. Для некоторых авторов оно стало синонимом научения вообще, являясь основой всего многообразия этого явления. Лежит ли процесс образования условных рефлексов в основе всех форм научения (кроме неассоциативного)? Вопрос этот далеко не простой, и мы не можем дать на него убедительный ответ. А сейчас рассмотрим историю этого вопроса.

К началу XX в. в науке была четко выражена тенденция найти простые способы объяснения сложного поведения. Именно в это время разрабатывает свои подходы выдающийся русский ученый, лауреат Нобелевской премии 1904 г. И. П. Павлов (1849—1936). В 1903 г. он предложил термин **условный рефлекс,** назвав так приспособительную реакцию организма к среде, вырабатываемую в ходе научения. Условные рефлексы И. П. Павлов рассматривал как элементарные единицы поведения. Это понятие надолго стало одним из ключевых в нейрофизиологии.

Свое учение об условных рефлексах И. П. Павлов назвал высшей нервной деятельностью (ВНД), понимая ее как синоним поведения. Это учение в нашей стране было во многом абсолютизировано и идеологизировано, что нисколько не умаляет общепризнанных заслуг самого И. П. Павлова.

В 1906 г. другой Нобелевский лауреат, английский физиолог Ч. Шеррингтон (1857—1952) публикует работу «Интегративная деятельность нервной системы», в которой он показал, что простые рефлексы, сочетаясь, могут приводить к координированному поведению. Такой факт послужил чрезвычайно веским основанием считать условные рефлексы основой самых сложных форм поведения.

В физиологии обычно выделяют два вида условных рефлексов.

Классические условные рефлексы. В опытах И. П. Павлова, которые вошли во все школьные учебники, собаке неоднократно давалась пища в сочетании с внешним стимулом — звонком. Через некоторое время четко обнаруживалось возрастание слюноотделения в ответ на звонок, который был ранее безразличным стимулом. Собака научилась связывать звонок с пищей.

И. П. Павлов назвал звонок условным стимулом, а пищу — безусловным стимулом. Согласно взглядам И. П. Павлова, в ЦНС происходит формирование временной связи между двумя очагами возбуждения, вызванными этими стимулами. К безусловным стимулам стали относить все стимулы, вызывающие врожденные видоспецифичные реакции — безусловные рефлексы. В экспериментах И. П. Павлова безусловные стимулы играли роль подкрепления. Таким стимулом чаще всего выступала пища, а в роли условных стимулов мог выступать любой сигнал.

Работы И. П. Павлова дали надежную теоретическую платформу для формирующегося направления бихевиоризма в психологии. Но основным методом у бихевиористов стал метод инструментальных условных рефлексов.

Инструментальные условные рефлексы образуются путем подкрепления только определенных действий. Основополагающие разработки в этой области выполнены американским психологом Э. Торндайком (1874—1949), которым в 1898 г. были проведены первые экспериментальные исследования поведения животных. Его знаменитые «проблемные ящики» положили начало широкому применению метода «проб и ошибок» в исследовании поведения. В ящиках жи-

вотные должны были прийти к «правильному» решению, совершив определенные действия, в результате чего их ждала «награда». Решением могло быть нажатие на рычаг, клевание кнопки, выбор маршрута и т. п.

Американский психолог Б. Скиннер (1904—1990), который стал наиболее знаменитым среди бихевиористов, выработку инструментальных условных рефлексов назвал оперантным научением. **Оперантное научение** — это спонтанные действия, не вызванные каким-либо очевидным стимулом. Выработка классических условных рефлексов получила название **респондентного научения,** как поведения, совершаемого в ответ на определенный стимул. Такая терминология закрепилась в нейрофизиологии. С экспериментами Б. Скиннера мы еще познакомимся в дальнейшем.

Поскольку условные рефлексы (как инструментальные, так и классические) имеют много общего и образуются за счет ассоциации нового стимула с вознаграждением, процесс их формирования получил название **ассоциативного научения** или **обусловливания.** В формировании обоих типов условных рефлексов мы можем выделить две стадии:

1-я стадия — генерализация. Это начальная стадия выработки условных рефлексов, когда животные реагируют не только на конкретный стимул, но и на близкие по значению стимулы.

2-я стадия — дифференциация. Прогрессивное дифференциальное подкрепление только конкретного стимула учит животных отличать его от других, близких по значению стимулов. Звуковые раздражители начинают дифференцироваться по частоте, световые — по цвету, форме и т. п.

С помощью механизма дифференциации животные способны различать схожие стимулы, что лежит в основе лабораторных исследований. Но в живой природе не меньшее значение имеет процесс генерализации, позволяющий животному адекватно реагировать на схожие раздражители. В природе (в отличие от лаборатории) раздражители не бывают строго постоянны. Важно научиться опасаться не конкретного хищника, а всех представителей его вида.

Обе школы (и ВНД, и бихевиоризм) придавали большое значение разработке понятия торможения. В школе И. П. Павлова стали выделять **внутреннее торможение,** которое подразумевает неоднократный «обман» животного, и **внешнее торможение** как действие другого, более сильного безусловного раздражителя. В бихевиоризме была разработана идея **реактивного торможения,** согласно которой, каждая осуществленная животным реакция уменьшает вероятность своего повторения в отсутствие подкрепления, а подкрепленная реакция увеличивает эту вероятность. Неизвестно почему, но угасание инструментальных условных рефлексов происходит медленнее, чем классических.

Система формирования поведения методом оперантного научения на Западе получила название *shaping*. Система стала популярной, поскольку появилась, как говорилось выше, в «нужное время». Первые же успехи, достигнутые бихевиористами, подтолкнули их к идее провозглашения безграничных возможностей научения. Слепая вера в возможности «своего» метода не позволяла видеть его пределы как западным бихевиористам, так и сторонникам учения ВНД в Советском Союзе. Однако в действительности все наиболее впечатляющие успехи в научении достигались именно тогда, когда выученные действия были частью репертуара инстинктивного поведения животных. И, наоборот, научение не достигало успеха, если явно противоречило этому поведению.

В 1960-е гг. в этологии был разработан **принцип инстинктивного смещения,** декларирующий смещение выученного поведения в сторону инстинктивного (Резникова Ж. И., 2005). Многочисленные случаи воспитания животных особями другого вида показывают, что волчонок или лисенок, воспитанные собакой, все равно станут волком или лисицей, хотя их поведение и претерпит некоторые изменения. Диапазон изменений инстинктивного поведения характеризует «жесткость» инстинкта и определяет рамки научения. К важнейшему вопросу «жесткости» инстинкта мы вернемся в следующей главе.

Вследствие научного тупика, к которому пришли бихевиористы в 1960-е гг., обострился интерес к нейрофизиологическим механизмам научения. Большие усилия были приложены к поиску материальных носителей условных рефлексов. Плодотворные подходы к изучению нейрофизиологических механизмов поведения были разработаны в нейроэтологии (Ewert J., 1980).

Развитие теории мотивации позволило пересмотреть интерпретацию слишком жестких экспериментов И. П. Павлова и бихевиористов. Подход к животным как к автоматам, зажатым в станок или заброшенным в лабиринт с двумя альтернативами, не способствовал пониманию природы поведения. Современные подходы к феномену ассоциативного научения изменили взгляды, сформировавшиеся в русле ВНД и бихевиоризма, однако многие моменты остаются непонятными.

Объясняется ли все многообразие условных рефлексов единым механизмом? Отличаются ли условные рефлексы дождевого червя и человека по своей природе? Лежат ли условные рефлексы в основе всех форм научения? Эти вопросы еще не закрыты, но многие ученые убеждены, что основополагающие законы научения едины для всех представителей животного мира (Мак-Фарленд Д., 1988).

Нейрофизиологические механизмы условных рефлексов неразрывно связаны с процессами памяти и будут рассмотрены далее. Пока отметим, что даже в самых простых процессах участвуют сотни различных нейронов. Мы сразу сталкиваемся с проблемой вычленения задействованных нейронов из сложного ансамбля единичных рефлексов. Поскольку в любой реакции в той или иной степени участвует весь организм, то сама концепция рефлекса давно стала выглядеть просто удобной абстракцией (Kuo Z., 1967). Такой взгляд разделяют практически все нейрофизиологи, но термин «рефлекс» слишком прижился в научном лексиконе. Этот вопрос мы также рассмотрим дополнительно.

А сейчас рассмотрим неоднозначную природу явлений подражания и импринтинга, представления о которых неоднократно менялись в истории науки.

5.4. Подражание

Подражание представляет собой процесс заимствования опыта, приобретенного другими. Первоначально его относили к простой форме неассоциативного научения. Два самых известных случая приходятся на 1950-е гг. Они дали толчок к тщательному изучению этого явления.

В Англии *синицы* (причем разных видов) научились вскрывать оставленные бутылки с молоком, чтобы лакомиться сливками. Скорость распространения этой способности озадачила исследователей. Выдвигались версии образования нового признака, закрепленного генетически, или наличия в норме реакции

поведения синиц таких «выдающихся» способностей. За полвека было предложено и множество других интерпретаций этого феномена.

Вторым известным случаем является мытье овощей в проточной воде *японскими макаками* (*Macaca fuscata*). Эту «передовую технологию», позволяющую очищать еду от неприятного для макак песка, освоила молодая самка, а от нее почти все молодые члены стаи и только двое взрослых, включая мать изобретательницы.

Многочисленные последующие наблюдения позволили выделить простые виды подражания, имеющие наследственный характер и не связанные с когнитивным развитием. Так, подражание детенышей матери является широко распространенной эволюционной адаптацией (Ewer R., 1969). Оно подробно описано при изучении взаимодействия родителей и потомства, причем у хищных зверей и птиц роль родительского примера охотничьего поведения оказалась значительно меньше, чем предполагалось ранее.

Однако многие авторы сразу же стали обращать внимание на случаи, связанные с высокими когнитивными способностями животных. Это вызвало новую волну интереса к изучению подражания. За рубежом подражание стали чаще называть научением в социуме (*social learning*). Смена названия ничего не прояснила в механизме явления. Более того, это понятие, не успев родиться, само подверглось дроблению на разновидности.

Социальное облегчение — проявление различных реакций (пищевого, исследовательского, оборонительного поведения) с большей легкостью среди сородичей, чем в одиночку.

«Заразительное поведение» — реакции, вызванные другими членами группы. У животных легко наблюдать реакции бегства или, наоборот, агрессии, вызванные сородичами, а высшие животные способны заражаться их эмоциональным состоянием. Те же эволюционные корни имеет, вероятно, и феномен психических эпидемий, которые столь часто встречаются в человеческой истории.

«Соревновательное поведение» проявляется однонаправленными действиями сородичей, в которых возможны различные пути реализации.

Наиболее сложная форма обучения в социуме — **имитация.** Как оказалось, она представлена значительно шире, чем предполагалось ранее. Обычно имитация носит видоспецифичный характер, но описаны многочисленные случаи, когда животные усваивали новые формы поведения, наблюдая не только за сородичами, но и за представителями других видов. *Шимпанзе, дельфины, попугаи*, подражая человеку, часто повторяют его действия самостоятельно, оставаясь одни.

Изучение имитационного поведения особенно актуально для понимания эволюционных истоков культуры у человека. Французский социолог Г. Тард (1843—1904) писал: «*В обществе подражание имеет такое же значение, как наследуемость в биологии. Общественная жизнь подобна гипнотическому состоянию*». Для понимания динамики имитационного процесса необходимо знать «стартовые» условия его развития и пути трансляции следующим поколениям.

Следует выделять формы подражания, которые относятся к инстинктивному поведению, когда выполнение видоспецифичных действий одних животных, вероятно, является релизером для других (Батуев А. С., 2005). Однако эволюционные истоки подражания столь переплетены, что требуют дальнейшего изучения. Например, случай с синицами получал объяснение и через условные рефлексы (блестящая крышка — условный рефлекс, сливки — безусловный), и через

социальное облегчение (присутствие сородича уменьшает страх перед экспериментированием).

Сложные формы подражания требуют понимания всей совокупности действий, приводящих к определенному результату. Этот вид научения, вероятно, следует относить к одному из сложнейших когнитивных процессов. Так, в формировании популяционных «субкультур», основанных на распространении инноваций, роль имитационного научения высока. Наоборот, важным выводом исследований формирования охотничьего поведения у многих хищников явилось понижение значимости подражания. Видоспецифичное охотничье поведение в значительной степени генетически детерминировано, а имитация действий родителей является просто одним из благоприятствующих факторов (Резникова Ж. И., 2005).

Таким образом, все виды научения в социуме можно представить в виде континуума, начиная от простого привлечения внимания наблюдателей и заканчивая сложными когнитивными процессами. Что можно сказать о механизмах этого разнообразия? Они явно неодинаковы, но окончательный ответ может дать только изучение нейрофизиологических механизмов подражания, которые остаются предметом острых дискуссий (Galef B., Giraldeau L., 2001). Познание этих механизмов покажет, имеет ли подражание какую-либо специфику или представляет собой просто совокупность других видов научения.

5.5. Импринтинг

Импринтинг сыграл особую роль в становлении этологии, поэтому, несомненно, заслуживает того, чтобы рассказать о нем отдельно. Импринтинг представляет собой процесс фиксации определенного раздражителя в определенный, обычно очень короткий, период времени. На такой зафиксированный стимул в дальнейшем будет запускаться та или иная врожденная реакция.

Хотя это явление было известно ученым давно, бесспорная заслуга в его разработке принадлежит К. Лоренцу. Он считал импринтинг принципиально отличным от всех других форм научения и выделил две основные его особенности: наличие критического периода и необратимость. Но его представления основывались на недостаточном числе наблюдений. Широкомасштабные исследования разных животных показали неоднозначность этого явления. Принципиальные характеристики, выделенные К. Лоренцем, оказались весьма лабильными, были обнаружены многочисленные исключения. Импринтинг стал рассматриваться в ряду форм неассоциативного научения, несмотря на его специфику. В настоящее время импринтинг вообще не считают видом научения, а относят к одному из аспектов развития (Резникова Ж. И., 2005). На чем базируется такое изменение взглядов, мы увидим далее.

В этологии в основном исследовались два вида импринтинга.

Импринтинг следования — следование за особью, которая оказалась в поле зрения в критический период. В живой природе это почти всегда мать. Но в лабораторных условиях вместо нее может быть не только представитель другого вида, но и механическое устройство. Для импринтинга следования характерен весьма короткий критический период. Так, для утят он равняется все-

го трем часам (с 13-го по 16-й час жизни), а вне этого диапазона практически исчезает (Зорина З. А. [и др.], 2002).

Половой импринтинг — это фиксация модели для выбора будущего полового партнера. Именно особям, относящимся к «модельным», и будет адресовать свое половое поведение животное во взрослом состоянии. Половой импринтинг преподносился как имеющий не столь короткий критический период и не столь необратимый по сравнению с импринтингом следования.

Из других видов импринтинга следует отметить материнский импринтинг, при котором самка запечатлевает первое потомство как модельное. В случае искусственной подмены этого потомства самка в дальнейшем не будет признавать собственных детенышей, поскольку они не будут соответствовать «модели».

Большинство исследований, посвященных импринтингу, проводились на птицах, поскольку у них он проявляется особенно наглядно. Однако аналогичные явления весьма широко распространены в природе. Четко проявляется импринтинг следования у млекопитающих: грызунов, копытных, хищных. Скорее всего, именно механизм импринтинга обусловливает многие формы стереотипов, в том числе относящиеся к социальному поведению человека. Благодаря работам К. Лоренца феномен импринтинга широко освещался в научной и научно-популярной литературе. Однако механизм импринтинга оказался совсем не простым и до сих пор таит в себе ряд загадок.

Большой интерес представляет генетический компонент импринтинга, в особенности генетическая предрасположенность к запечатлению определенных стимулов. Эксперименты, направленные на выработку импринтинга, тем эффективнее, чем более похож искусственный объект на естественный, на который импринтирование «запланировано». Запечатление природных раздражителей, с которыми вид обычно сталкивается в естественных условиях, в том числе представителей своего вида, происходит быстрее и фиксируется значительно прочнее, чем искусственных. Наоборот, импринтинг на «не свои» объекты (к ним мы должны отнести стимулы от представителей чужого вида в условиях принудительного содержания) чаще всего непрочен. Утята, у которых импринтинг на человека вырабатывался в течение всего критического периода, после минимального времени контакта с уткой (1,5 ч) предпочли следовать за ней (Hess E., 1964). Весьма наглядный пример роли генетического фактора. Но как «записана» такая генетическая предопределенность?

Важность генетического фактора указывает на тесную эволюционную взаимосвязь феномена импринтинга и инстинкта. Многие проявления при импринтинге носят довольно «жесткий» характер. Утенок, у которого выработан импринтинг на человека, даже если наступать ему на лапки, будет тянуться к нему, а не от него. Ягненок не будет отходить от мертвой матери, пока она не сгниет. Безусловный и необратимый характер импринтинга не означает его неизменности в онтогенезе. Прекращение некоторых отношений (например, самки и детеныша) предусмотрено самим генотипом. Так же как и возникновение, оно имеет свои «отключающие» сигналы.

Много споров вызывало явление полового импринтинга. Изначально предполагалось, что его эволюционное значение направлено на идентификацию представителей своего вида для спаривания. Но понимание полового имприн-

тинга осложнилось его «необязательностью» для опознания представителей своего вида — во многих экспериментах влияние импринтинга на выбор полового партнера во взрослом состоянии не было доказано. Птицы, у которых импринтинг проявляется очень четко, тем не менее, могут адекватно взаимодействовать с половыми партнерами своего вида даже в отсутствие опыта в критический период. Кур часто используют в качестве приемных родителей для птенцов самых разных видов, но большинство из них, став взрослыми, демонстрируют нормальное половое поведение. В любом случае, принадлежность особей к одному виду значительно облегчает процесс полового импринтинга.

Проблему еще более осложняет тот факт, что степень влияния импринтинга сильно варьирует у разных видов, даже у самца и самки одного вида: самку обычно труднее «сбить с толку» суррогатным стимулом (Зорина З. А. [и др.], 2002). Именно примеры формирования полового импринтинга на искусственный объект у самцов давно стали этологическими анекдотами, однако многие из описанных случаев не повторялись в последующих исследованиях. Возможно, следует говорить об идентификации предпочтительных половых партнеров, похожих на свою семейную группу (Мак-Фарленд Д., 1988). Но с небольшими отличиями, поскольку замечено, что животные обычно предпочитают в качестве половых партнеров не тех особей, с которыми у них прошло детство. Этот феномен распространяется и на человека.

Была предложена версия, что функция импринтинга при выборе полового партнера ограничивается преодолением страха и повышенной готовностью реагировать на знакомые предметы (Хайнд Р., 1975). В этом случае он выступает в роли одного из многих факторов выбора полового партнера. Но эта роль может иметь немаловажное значение, поскольку непреодолимый страх способен полностью заблокировать возможность сближения с особями своего вида. В онтогенезе импринтинг действительно тесно связан с таким явлением, как чувство страха. Окончание критического периода для импринтинга совпадает с возникновением страха перед неизвестным (Hess E., 1959). Импринтинг как бы делит окружающий мир на «свой, безопасный» и «чужой, опасный». Но природа такого явления до сих пор вызывает споры среди исследователей.

Весьма вероятно, что импринтинг — это не единый процесс, а комплекс, включающий инстинкт, «перцептивное научение», оперантное поведение. «Перцептивное научение» — это процесс формирования восприятия внешних стимулов в ходе онтогенеза, когда организм учится организовывать свой перцептивный мир (Мак-Фарленд Д., 1988). Это также во многом непонятное явление из области сенсорной физиологии.

Исследование импринтинга заставило ученых вновь обратиться к столь важной теме, как критические периоды в развитии. Феномен импринтинга представляет собой частный случай фундаментальной закономерности онтогенеза — существования стадий развития, ***всегда чувствительных*** к различным внешним воздействиям. Критические периоды имеют место во многих аспектах онтогенеза. Можно отметить различия в воздействии химических веществ, гормонов, обучения, уровне двигательной активности, особенностях формирования психики. Так, недоедание, которое может существенно изменить развитие животных в раннем возрасте, в позднем возрасте имеет намного менее пагубные последствия. Следовательно, явления, описанные этологами при изучении импринтинга, не представляют собой нечто исключительное.

5.6. Критические периоды развития в ходе онтогенеза

Проблема критических периодов широко обсуждается в самых разных науках. Наиболее всесторонне этот вопрос разрабатывался в эмбриологии человека. Применительно к поведению, критическим периодом называется стадия развития, на которой легче всего вызывается формирование конкретного поведения научением.

Критический период не следует рассматривать как промежуток времени, вне которого научение невозможно. Он связан именно с изменением легкости научения. Р. Хайнд приводит многочисленные примеры, иллюстрирующие этот феномен. Так, исследовательская активность у крыс возрастает до 116-го дня жизни, затем начинает убывать. Но наибольшее значение для формирования способности к обучению имеет отрезок с 50-го по 60-й день. У *большой синицы* способность различать мелкие предметы достигает максимума на 15-й неделе жизни, затем падает, но возможны колебания в зависимости от внешних условий. Даже в импринтинге критический период не всегда строго фиксирован, а может варьировать в зависимости от условий существования. Возможно, его продолжительность определяется временем четкой идентификации окружающей среды. Лишь после этого незнакомые предметы начинают восприниматься как опасные (Хайнд Р., 1975).

Но некоторые специфические виды поведения имеют довольно жесткий критический период. Козы и овцы имеют очень короткий период для идентификации своего детеныша. В случае его пропуска они будут отгонять детеныша как чужого. Нередко само обучение и определяет окончание критического периода. Так, песня, выученная зябликом в первый брачный период, блокирует обучение новым песням. Если цыплята первые две недели жизни проведут в темноте, у них будет заблокирована способность к клеванию.

Формирование песни птиц представляет собой один из наиболее интересных примеров взаимодействия генотипа и внешней среды в ходе онтогенеза. Наблюдается широкий диапазон степени генетической детерминации (Nottenborn F., 1970). У многих птиц песня жестко детерминирована и не требует научения. Примером могут служить обыкновенные *петухи*. Особенно жестко должна быть детерминирована песня у птиц, практикующих гнездовой паразитизм, вроде всем знакомой *кукушки*. Потомство таких птиц не имеет возможности учиться песне своего вида и одновременно не должно воспринимать «чужую» песню. Но существуют и весьма сложные типы формирования песни. При обучении песне в ходе онтогенеза обычно четко видна роль критического периода, вне которого научения не происходит. Интересно, что в этот критический период птицы часто восприимчивы именно к своей видоспецифичной песне. Значит, у них должна быть генетически заложена система узнавания «своей» песни. Песни «чужих» видов не оказывают эффекта. Вновь мы сталкиваемся с интереснейшим явлением — избирательностью стимулов. Однако другие виды птиц способны научиться чужой песне, а некоторые могут освоить даже человеческую речь.

Несомненно, многие аспекты поведения человека имеют свои критические периоды, хотя конкретные наблюдения вызывают многочисленные споры (Hinde R., 1974). Пропуск критического периода всегда требует значительных компенсационных затрат, а иногда и необратим. Наиболее наглядно такая зависимость показана для взаимосвязи нормального социального поведения и контакта с матерью. В популярной литературе этот факт приобрел широкую известность



Рис. 5.2. Эксперимент Г. Харлоу доказал важность телесного контакта с матерью: хотя детеныш получает питание у проволочной «матери», больше времени он проводит у матерчатой

в начале 1960-х гг. после экспериментов американского физиолога Г. Харлоу (1905—1981) по воспитанию новорожденных *макак-резусов (Macaca mulatta)* с двумя искусственными «матерями»: проволочной и матерчатой (Harlow H., 1971). Эти эксперименты четко показали незаменимость телесного контакта с матерью для формирования нормального поведения (рис. 5.2).

Дальнейшие исследования подтвердили такой вывод (Scott J., Fuller J. I., 1965). Многие животные и птицы продемонстрировали зависимость нормального социального и полового поведения от протекания критического периода. Наглядным примером такого влияния у человека является нарушение нормального поведения и возникновение психопатологий, вызванных разлукой с матерью в период с 18 мес. до 3 лет жизни ребенка (Резникова Ж. И., 2005).

Анализ роли критического периода в различных типах поведения ставит вопрос правомочности выделения импринтинга особым типом научения. Наличие критического периода не является прерогативой импринтинга. В той или иной степени он характерен для любого вида поведения, что заставляет рассматривать импринтинг как один из аспектов любого развития. Можно сказать, что импринтинг — это формирование поведения с четко выраженным критическим периодом. Но границы такого определения весьма размыты: какое поведение, привязанное к критическому периоду, мы будем относить к импринтингу, а какое нет? Но самое главное — импринтинг не имеет специфических механизмов, наличие которых является единственным критерием для классификации.

Необходимо отметить, что проблему критического периода нельзя рассматривать вне анализа всего онтогенеза. Так, широко применяемое в исследованиях критического периода условие изоляции обычно приводит к значительным нарушениям развития поведения. У многих животных отмечены дезадаптация, резкое ухудшение обучаемости, отсутствие избирательности внимания. Социальные животные, выращенные в изоляции, после возвращения в группу всегда занимают подчиненное положение, самцы часто не способны спариваться, так как самки у них вызывают слишком сильный страх. Поэтому интерпретировать изоляцию как пропуск критического периода для общения можно только учитывая общий патогенный эффект этого феномена.

Имеет свои критические периоды и когнитивное научение — самый загадочный вид научения, который часто противопоставляется всем остальным.

5.7. Когнитивное научение

Когнитивное научение представляет собой, пожалуй, самый неопределенный раздел с самыми размытыми границами. В общем виде оно может быть определено как способность экстренного создания поведенческих программ путем определения закономерностей связи явлений внешнего мира.

Важной особенностью этого процесса является отсутствие предварительных проб и ошибок. Вместо них поиск правильного решения осуществляется путем мыслительной деятельности, а удачное решение проблемы в западной литературе получило название **инсайта** (озарения). Способность к инсайту стала служить основным критерием когнитивного научения, поэтому его иногда называют «научением по типу инсайта».

В психологии под когнитивными процессами обычно понимаются процессы внимания, воображения, мышления, по сути дела, дублируя понятие психики. В этологии к ним относят также некоторые формы научения (латентное научение, выбор по образцу и др.), описанные разными авторами и не всегда четко идентифицируемые. По всей видимости, все эти явления реализуются одним механизмом (или являются звеньями одного механизма), поэтому можно их рассматривать как варианты мышления.

Представления о мышлении неоднократно менялись в истории науки. В психологии человека подразумевается, что в процессе мышления субъект оперирует различными видами обобщений, включая понятия, образы, категории (Данилова Н. Н., 2004). Можно ли применить такое определение к животным? Как мы увидим в дальнейшем, ко многим представителям — да.

Основатель отечественной нейропсихологии А. Р. Лурия (1902—1977) выделял два ведущих фактора, определяющих возникновение феномена мышления в эволюции (Лурия А. Р., 1973). Это наличие у организма мотива, делающего задачу актуальной, и отсутствие у него готового решения (приобретенного в процессе обучения или врожденного). Безусловно, мышление могло возникнуть в эволюции только при достаточно высоком уровне развития мозга.

В традиции советского периода было принято все виды научения противопоставлять когнитивным процессам. Можно заметить, что А. Р. Лурия, как и Л. В. Крушинский, подчеркивает специфику мышления среди других форм поведения. Однако современный когнитивный подход не проводит резкой границы между мышлением и другими видами научения. Многие стороны поведения животных скрыты от наблюдателя и, вероятно, включают когнитивные процессы. У высших животных когнитивные процессы неразрывно связаны с ассоциативными, обеспечивая дополнительную обработку информации. Однако мы практически ничего не знаем о нейрофизиологических механизмах когнитивных процессов. Имеют ли они какие-либо принципиальные отличия? Принципиальные отличия могут быть ***только качественными,*** а не количественными.

Эти вопросы послужили источником многочисленных дискуссий. Например, интерпретация поведения животных в «проблемных ящиках» далеко не бесспорна. Сколько «проб-ошибок» может быть совершено для отличия инструментального обучения от мышления? Сколько раз может ошибиться детеныш,

подражая матери? Если вопрос заключается в чисто количественной оценке, то мы ***не можем говорить о разных типах явлений.***

Российский нейрофизиолог С. В. Савельев считает, что с позиции нейрофизиологии между когнитивным и ассоциативным научением нет принципиальной разницы, поскольку в их основе лежит память и способность нейронов образовывать новые связи. Но разрушение старых и формирование новых нейронных связей в мозге происходит постоянно, что необходимо для запоминания нужной информации. Различие автор видит в энергетических затратах, доступных большому мозгу: «*Мышление — это энергетически высокозатратный процесс, навязанный мозгу постоянно протекающим морфогенезом нейронных связей. Поэтому животные и человек всячески избегают использовать это свойство мозга в стабилизированной среде обитания*» (Савельев С. В., 2005). Большой мозг — это дорогое удовольствие, поскольку за него организму приходится платить высокими энергетическими затратами.

Другие специалисты не согласны с такой точкой зрения. Р. Шовен считает, что условные рефлексы разных животных похожи именно потому, что составляют лишь малую долю возможностей мозга: «*Простые арифметические действия одинаково делают и обычный калькулятор, и сложный компьютер, но второй может много чего еще, чего не может первый. Поэтому, сравнивая условные рефлексы планарии и шимпанзе, мы в шимпанзе изучаем планарию*» (Шовен Р., 2009). Аналогичные мысли высказывает английский нейрофизиолог С. Роуз: «*Нельзя сказать, что теория условных рефлексов неверна — она просто не исчерпывает процесс*» (Роуз С., 1995).

Какое место занимает в системе когнитивных процессов сознание? Является ли оно закономерным этапом их развития или представляет собой независимое явление? Этот вопрос мы разберем позднее, а пока отметим наиболее часто выделяемые аспекты сознания. Знание этих аспектов понадобится нам при рассмотрении вопросов когнитивной этологии. Разные авторы акцентируют внимание на разных аспектах, но наибольшее значение придается феноменам самоидентификации, эмпатии, способности передавать свои знания другим.

В заключение отметим, что традиционные классификации видов научения формировались до становления нейробиологии. Наши последующие взгляды на классификацию во многом будут зависеть от знаний нейрофизиологических механизмов поведения. Нельзя исключать возможности наличия нескольких механизмов. Относительная величина вклада разных механизмов может различаться, а их комбинации могут давать самые разнообразные варианты. Но следует подчеркнуть, что о разных типах поведения или научения мы можем говорить только в случае наличия разных механизмов их реализации у ***разных*** организмов. Присутствие одинаковых механизмов, пусть в разной степени, превращает любую классификацию в условность. Обсуждение этой сложной темы мы продолжим в следующей главе.



ГЛАВА 6

ПРОГРАММИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ

Поиски причин — занятие,
не имеющее конца.
У каждой причины есть
своя причина, и нам
приходится изучать все более
и более отдаленные
моменты в прошлом.

Н. Тинберген (1907—1988),
один из основателей этологии,
лауреат Нобелевской премии 1973 г.

Понятие программирования поведения издавна используется в поведенческих науках, но скорее как метафора. Только в последнее время оно получает четкое обоснование, охватывая не только последовательность нуклеотидов в генах, но и эпигенетические механизмы, изменяющие экспрессию этих генов. Особенно наглядно подобные явления проявляются в критические периоды онтогенеза.

В широком смысле слова под программированием поведения можно понимать формирование всех его механизмов в их взаимосвязи с определяющими факторами. И начинать рассмотрение этой темы следует с понятия мотивации.

6.1. Мотивация

Как и любое основополагающее понятие, мотивация, а также связанные с ней понятия потребностей и эмоций с трудом поддаются однозначному определению. Число используемых для них определений в литературе исчисляется десятками. Поскольку природа «не любит» четких границ, западные авторы часто избегают давать конкретные определения. Под мотивацией обычно подразумевается совокупность разнообразных факторов, направляющих поисковое поведение.

Один из ведущих специалистов в этой области, литовский психолог В. Вилюнас в развитии мотивации выделяет две фазы (Вилюнас В., 2006).

Первоначально формируется **мотивационная установка** — специфическое состояние ожидания определенного раздражителя и готовности отвечать на него специфической реакцией. Именно мотивационная установка определяет способность релизеров запускать реакции (а не сами релизеры), поэтому мотивационную установку можно считать главным детерминантом инстинкта.

После появления раздражителя следующим этапом развития мотивации является формирование **эмоционального отношения** (рис. 6.1). Процессы мотивации всегда выражаются эмоциональными переживаниями, связанными с удовлетворением потребностей, которые во многом и определяют пути даль-

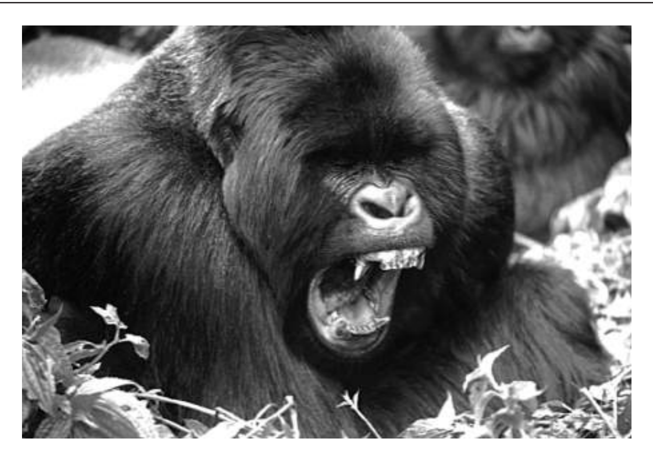


Рис. 6.1. Закономерным этапом развития мотивации является формирование эмоционального отношения

нейших действий организма. Эмоции представляют собой один из основных механизмов регуляции мотивационной деятельности при всех видах поведения.

Существует множество гипотез, рассматривающих механизмы возникновения эмоций в филогенезе, но единой теории пока нет. Обилие гипотез, объясняющих природу эмоций, показывает, как много неясного в ее понимании. Мозговые структуры, связанные с эмоциями, будут рассмотрены ниже.

Понятие мотивационной установки постепенно вытесняло понятия врожденного пускового механизма и образа искомого, употребляемые ранее в этологии. В любом случае, животные сравнивают и анализируют поступающие раздражители. Но механизмы, лежащие в основе избирательной реактивности на специфические раздражители, до конца не ясны. Самка клеща может месяцами сидеть на кустике, ожидая, пока рядом не пробежит млекопитающее. За это время на нее будут действовать тысячи раздражителей, но она оставит их без внимания. Она будет ждать «свой» раздражитель — запах масляной кислоты, исходящий от млекопитающих (рис. 6.2).



Рис. 6.2. Клещ кусает все, что имеет температуру 37 °C и пахнет масляной кислотой

К. Лоренц пишет: «*...клещ кусает все, что имеет температуру 37 °С и пахнет масляной кислотой. Насколько проста эта характеристика естественного хозяина клеща, млекопитающего, настолько же невероятно, чтобы эту реакцию мог вызвать какой-нибудь другой встречающийся в лесу предмет*» (Лоренц К., 1998). Эти слова лишний раз подтверждают рациональность биологической эволюции, но не объясняют механизм мотивации.

Хотя мотивационное состояние можно рассматривать аналогом драйва в «гидравлической модели» инстинкта К. Лоренца, его роль оказалась сложнее. Многочисленные исследования показали, что между силой драйва и поведением нет прямой связи, как думали раньше (Bolles R., 1967). Классический взгляд на драйв как ответ на изменения гомеостатического состояния организма, по принципу отрицательной обратной связи, чаще всего не правомерен. На мотивационное состояние влияют как внешние факторы, так и последствия собственного поведения животного (Мак-Фарленд Д., 1988). Это поведение может быть направлено на предотвращение физиологических отклонений от нормы. Физиологические процессы могут регулироваться условнорефлекторно, подстраиваясь к определенному режиму. Животное может воздерживаться от еды по каким-либо причинам, несмотря на самое сильное желание. Современные этологи особое внимание уделяют изучению способности животных оценивать разные линии поведения.

Поскольку стимулы внешней среды постоянно меняются, как и функциональное состояние организма, в поведении реализуются постоянно сменяющие друг друга мотивации. В каждый момент времени в организме доминирует мотивация, определяющая наиболее важную потребность. Мотивация, которая реализуется в поведении, получила название **доминирующей мотивации.** После завершения одного мотивационного поведения организмом завладевает следующая доминирующая мотивация. Она подчиняет себе все другие. Механизм совместного действия разных очагов мотивационного возбуждения позволяет осуществлять взаимодействие организма со всеми факторами внешней среды.

Но не всегда между мотивациями наблюдается такая согласованность.

6.2. Конфликт мотиваций

Когда имеется тенденция к нескольким несовместимым видам действий, проявляется конфликт мотиваций. Это обычное состояние животных в естественной среде, которое мы не всегда наблюдаем, поскольку в реальном поведении проявляется только одна доминирующая тенденция. В стае птиц хорошо наблюдаются две тенденции: тенденция стайности и тенденция «своей» территории. В зависимости от концентрации особей превалирует то первая, то вторая тенденция.

Наиболее отчетливо конфликтное поведение проявляется в ситуации, связанной со стремлением двигаться в разных направлениях. В одну сторону обычно «тянет» страх, в другую — голод, любопытство, агрессивность (рис. 6.3). Даже во время мирной кормежки животные не забывают ни о возможной опасности, ни о соперниках.

Сложную динамику тенденций мы можем наблюдать при половом поведении. Так, поведение самца *зяблика* при ухаживании за самкой начинается с угроз



Рис. 6.3. Конфликт мотиваций: в одну сторону «тянет» страх, в другую — голод

и постепенно переходит к ухаживанию. После этого самка, шаг за шагом, «перехватывает инициативу», начиная доминировать. Через несколько недель, на поздних стадиях ухаживания, самец уже боится самки, робко приближается к ней. Большинство попыток спаривания самцу не удаются из-за боязни самки. Таким образом, за короткий период самка вызывает у самца реакции агрессии, полового влечения, страха (Хайнд Р., 1975).

А если противоположные тенденции почти одинаковы? В этом случае в конфликтных ситуациях у животных можно наблюдать поведение, которое никак не связано ни с одной из конфликтующих тенденций. Например, чистка перьев в разгар драки или полового ухаживания. В первом случае в разные стороны «тянут» страх и агрессивность, во втором — страх и сексуальность.

Такое поведение получило название **смещенной активности.** Впервые этот термин был предложен Н. Тинбергеном еще в 1947 г. Он высказал предположение, что смещенная активность проявляется в том случае, когда имеется избыточная мотивация, а нормальные пути ее удовлетворения каким-то образом заблокированы (Tinbergen N., 1951). Дальнейшие исследования показали, что это явление значительно сложнее. Смещенная активность обычно проявляется в ситуациях конфликта мотиваций. Большинство ее проявлений представляют собой наиболее часто выполняемые организмом поведенческие акты (Bindra D., 1959). Так, рассмотренная выше чистка перьев проявляется и во время стычки, и при половом поведении, и при угрозе.

Одним из объяснений механизма смещенной активности предложена версия растормаживания. В ней смещенная активность рассматривается как проявление ранее заторможенной деятельности. При одинаковой силе конфликтных тенденций они взаимно подавляют друг друга, в результате чего их тормозное влияние на другие типы активности (например, чистку перьев) снимается. Таким образом, конфликт или какая-либо другая причина временно блокирует приоритетную деятельность, что позволяет проявляться ранее блокированной деятельности в виде смещенной активности (Мак-Фарленд Д., 1988). В пользу этой версии говорит наблюдаемая в природе взаимозависимость альтернативных видов активности. Так, у *чаек* при насиживании яиц резко уменьшается потребность в чистке оперения. Забота о своем оперении в этом случае часто связана с «безответственностью» по отношению к родительским обязанностям (Хайнд Р., 1975).

В понимании смещенной активности еще много неясного. «Расторможенная» активность, возможно, является частью обычного поведенческого репертуара. Не совсем ясно, сколь тесно связана смещенная активность с ситуациями конфликта, какова ее «предохраняющая» роль. Понятие «торможение» также слишком расплывчато. Р. Хайнд приводит интересный пример. Если кто-то

не пришел на свидание в условленное время, то, возможно, он забыл, а возможно, не захотел приходить. И то и другое — торможение, но как различны их причины (Хайнд Р., 1975).

Одновременное действие факторов, определяющих разные типы поведения, обычно приводит к подавлению всех типов активности, кроме одной, но особо острый конфликт может подавить все возможные реакции. Отсюда и происходит выражение «парализующий страх».

Кроме смещенной активности, для конфликта мотиваций животных характерны и другие вариации.

Переадресованная активность. В этом случае животные выполняют движения, соответствующие одной из конфликтных ситуаций, но направленные не на тот объект, который ее первоначально вызвал, а на какой-либо другой. Это может быть либо более слабая особь, либо неодушевленный предмет. Когда человек со злости бьет кулаком по столу, то он тоже проявляет переадресованную активность.

Граница между переадресованной и смещенной активностью размыта: «агрессивное» клевание *диких кур* сложно отнести к какому-либо типу.

Половая инверсия. Выполнение поведенческого репертуара противоположного пола. Причины этого явления весьма разнообразны. У птиц оно часто проявляется, когда ухаживания самца не дают результата, а у млекопитающих — при демонстрации доминирования. Особую остроту приобрела проблема половой инверсии у человека, рассматриваемая в особом разделе сексопатологии.

Регрессия. Возврат взрослого животного к ювенильным формам поведения. Причины этого явления также весьма разнообразны.

Реакция замирания. Потеря чувствительности, наблюдаемая в сложных ситуациях у самых разных животных.

Аффект. Возврат к инстинктивной форме поведения при нахождении в состоянии крайней опасности. Регуляторные механизмы поведения в такой момент как бы «отключаются» из-за лимита времени. В ситуации, когда каждая потерянная секунда может привести к непоправимым последствиям, безотлагательные, пусть и примитивные, действия могут оказаться самыми эффективными. Таким образом, аффект оставляет шанс на спасение.

Аффект представляет собой эволюционный механизм «аварийного» поведения в критических ситуациях. Поэтому человек, совершая в состоянии аффекта безрассудные поступки, демонстрирует нам стереотипы своего далекого филогенетического прошлого (Tooby J., Cosmides L., 1990). Интересно, что даже Уголовный кодекс «делает скидку» на состояние аффекта. Не это ли признание силы влияния инстинкта на поведение человека?

Поиски ответа на этот вопрос обусловили жаркие дискуссии. Проблема «жесткости» инстинкта оказалась одной из наиболее сложных в этологии.

6.3. Проблема «жесткости» инстинкта

С одной стороны, наглядная «жесткость» инстинкта неоднократно поражала исследователей. В классических опытах Грамона 1930-х годов *голуби,* выращиваемые в узких трубах весь период обучения полету, после «освобождения» полетели почти так же хорошо, как и их сверстники, жившие на свободе. Н. Тин-

берген, наблюдая, с каким трудом *чайка* клювом возвращает в гнездо выкатившееся яйцо, подчеркивал, что ей ни разу «в голову не пришло» проделать такую операцию лапой (Тинберген Н., 1974). Пример матери, обучающей охотничьему поведению детенышей-хищников, хотя и способствует «росту мастерства», для самой охоты не принципиален (Резникова Ж. И., 2005).

С другой стороны, часто инстинктивное поведение проявляет гибкую приспособленность к изменчивым условиям среды. Как унаследованные ФКД в ответ на ключевые раздражители приспосабливаются к изменчивым условиям внешней среды? Одним из первых объяснений было участие «ориентирующих» раздражителей, которые корректируют инстинктивную реакцию, запускаемую ключевым раздражителем. По мере углубления наших знаний механизмы поведения представлялись все более и более сложными.

Поведение, как и любое биологическое явление, хотя и определяется генотипом, но обладает определенным уровнем фенотипической пластичности. Как сказал известный специалист по поведению животных Д. Дьюсбери, «*наследуются только гены... а механизмы, лежащие в основе инстинктивного поведения, формируются прижизненно, вместе с развитием организма*» (Дьюсбери Д., 1981). Обычно поведенческие признаки характеризуются широкой нормой реакции, причем отмеченные выше этапы инстинктивного процесса детерминированы по-разному: если поисковая фаза чаще всего характеризуется значительной вариабельностью, то ФКД — весьма узкой. Чем ближе поведение к своему завершению, тем более «жестко» оно детерминировано генетически. Эта закономерность четко наблюдается в эволюции поведения.

Узкий диапазон ФКД можно объяснить действием нейрофизиологических механизмов движения. Во многих случаях постоянство движения при ФКД обусловлено постоянством нервных импульсов, вызывающих сокращение определенных групп мышц.

Таким образом, в настоящее время инстинкт не воспринимается как что-то «жесткое» и статичное. В инстинктивном поведении наследуется лишь общая программа развития, предполагающая для своей реализации определенные условия. Любое отклонение от таких условий способно повлечь изменения в процессе реализации инстинкта. Поэтому у животных одного вида, развитие которых проходит в разных условиях, и инстинктивное поведение может проявляться неодинаково. У *крыс* материнский инстинкт может изменяться в зависимости от условий их воспитания. Если они росли без подвижных предметов, то будет проявляться дефектное родительское поведение. Дефект будет еще более выражен, если крыс выращивать в больших воротниках, не позволяющих им вылизывать свои гениталии. В этом случае они часто загрызают своих детенышей (Хайнд Р., 1975).

Степень устойчивости фенотипа, в частности стабильность поведения в разных условиях среды, впервые получила теоретическое обоснование в концепции канализации развития К. Уоддингтона, которую мы рассмотрели ранее (Уоддингтон К., 1964). Эпигенетика углубила наши представления об этой проблеме, описав разнообразные механизмы стабильности и пластичности функционирования генома. Последние открытия в этой области заставляют по-новому посмотреть на теоретическое наследие Ж. Б. Ламарка.

Важная эволюционная особенность сложного инстинктивного поведения — автономность его звеньев. Каждое звено такого поведения привязано к специфической стимуляции, а значит и к специфическим релизерам. В классических

опытах специалиста по этологии кошачьих, ученика К. Лоренца П. Лейхаузена голодные кошки ловят, убивают и поедают мышей. Если мышей выпускать к ним специально, то сытые кошки вначале их ловят и убивают, не поедая, затем только ловят, не убивая, затем только подкрадываются, не ловя, причем к дальним, не обращая внимания на ближних (Leyhausen P., 1979). Это показывает, что каждая составляющая единого поведенческого акта имеет свою мотивацию.

Интересно, что действие нового раздражителя часто «отключает» функционирование предыдущего этапа, хотя варианты мотивационной перестройки весьма разнообразны.

Принцип автономности, возможности «сборки» разных моделей поведения из одних и тех же модулей чрезвычайно экономичен, поскольку удовлетворение одних потребностей частично опирается на удовлетворение других. Такой механизм выгоден в эволюционном плане, поскольку позволяет комбинировать разные модели поведения из небольшого числа «блоков». Так, четко прослеживается параллелизм в родительском поведении и поведении влюбленных (рис. 6.4).

Еще больший интерес представляет вторая разновидность инстинкта, названная В. Вилюнасом «разветвляющимся инстинктом». В этом случае инстинкт представляет собой совокупность потенциальных реакций, выполняемых в любом порядке в зависимости от поступающих раздражителей. Схематично он отвечает модели канализации развития в онтогенезе К. Уоддингтона. Если в «цепеобразном» варианте инстинкта обеспечивается определенная последовательность стимуляции, то «разветвляющийся» инстинкт полностью от нее зависит. Это позволяет животным не ограничиваться одной моделью поведения.

Так, самец *скорпионовой мухи* имеет в своем распоряжении две стратегии полового поведения: либо преподнести самке «подарок», что значительно увеличивает его шансы на успех, либо совершить над самкой насилие, в случае, когда число других самцов-конкурентов велико. Возвращаясь к теме ЭСС, следует добавить, что добыть «подарок» самцу тоже не просто. Он обычно воруется из сетей паука, при этом гибнет более 70 % самцов.

Инстинктивное по своей природе поведение птицы в своем гнезде может отличаться в зависимости от поступающей информации (соседи, хищники, сигналы брачного партнера и т. п.). Обеспечивается такой механизм системой одновременно актуализированных установок (Вилюнас В., 2006). Эта же система способна порождать уже рассмотренные мотивационные конфликты.




Рис. 6.4. Параллелизм в родительском поведении и поведении влюбленных является наглядной демонстрацией принципа автономности

В реальном поведении оба варианта инстинкта могут быть совмещены: определенные участки «цепи» могут иметь ответвления, а «веточки» могут включать в себя «цепь».

В наибольшей степени влияют на «жесткость» инстинкта его взаимоотношения с научением. «Доработка» инстинкта в процессе научения — закономерное явление в природе. Определение известного этолога В. Торпа (1974): *«импринтинг — это инстинкт с механизмом онтогенетического развития»*, можно распространить и на все другие виды поведения. Интенсивным воздействием иногда добивались изменения даже относительно «жесткого» инстинктивного действия.

Однако такое воздействие имеет свои пределы. Сколько бы ни приводилось примеров коррекции инстинктивного поведения, больше должны удивлять факты прочности поведенческих моделей. На эволюционную «подчиненность» ассоциативного научения инстинкту указывают рассмотренные выше феномены инстинктивного смещения и аффекта.

Еще раз вернемся к вопросу взаимосвязи инстинкта и научения.

6.4. Инстинкт и научение в русле теории мотивации

Весьма плодотворный подход в изучении природы поведения разрабатывает В. Вилюнас, который трактует инстинкт как унаследованную мотивацию. Автор подчеркивает эволюционную взаимосвязь мотивации и эмоций. Именно эмоции, определяемые мотивацией, служат ориентирами, позволяющими корректировать поведение. В этой концепции эмоции вклиниваются в традиционную схему инстинкта (релизер — реакция) в качестве среднего звена: раздражитель вызывает эмоцию, а эмоция — реакцию. Согласно В. Вилюнасу, эмоции являются наиболее консервативной составляющей поведения в филогенезе (Вилюнас В., 2006).

Мотивационный подход наглядно показал, насколько упрощенной является версия, представляющая инстинкт как цепочку рефлексов, запускаемую ключевым раздражителем. Эволюцию инстинкта мы можем представить следующим образом. У животных с простым поведением инстинкт может проявляться в «классическом» виде, где все его этапы генетически детерминированы. Затем формируется «многоэтапный» инстинкт, где каждый этап характеризуется своей стимуляцией.

У высокоорганизованных организмов программа действий все в большей степени предусматривает конкретизацию в ходе онтогенеза. Инстинктивные программы начинают сопровождаться системой научения. Сам инстинкт становится все менее «жестким» и сохраняется, в основном, в виде системы взаимосвязанных базовых эмоций. В этом случае навыки добычи пищи, защиты потомства и территории, способности отличать друзей от врагов, своих детенышей от чужих, особенности поведения с сородичами формируются в ходе развития, но эмоции, лежащие в основе этих действий, являются врожденными.

Одним из первых подобные взгляды высказал известный англо-американский психолог У. Мак-Дугалл (1871—1938), который называл свою концепцию **гормической психологией** (от греч. *horme* — импульс). Интересную аналогию мы находим в работе основателя социобиологии Э. Уилсона: *«Зависимость*

человека от природы из глубины времени привела к наследственной предрасположенности к определенной реакции на среду. Некоторая среда является приятной (образы природы), другая — отталкивающая (инцест, каннибализм), третья — возбуждающая (спорт). Каждая реакция имеет свои особые укоренившиеся значения в отдаленном генетическом прошлом» (Wilson E., 1978).

Способность одних стимулов менять мотивационное значение других, вероятно, играет ведущую роль в регуляции инстинктивного поведения, объясняя его естественную вариабельность. Поскольку инстинкт настроен на совокупность определенных состояний, иногда искусственная модель, с более выраженными признаками релизеров, оказывается даже более эффективной для запуска ФКД, чем природный объект. Такой стимул в этологии получил название **сверхнормального.**

Эта же причина лежит в основе неоднозначности разных экспериментов. Так, в вышеуказанном опыте с «воротничками» у крыс иногда не наблюдалось нарушений материнского инстинкта (Шовен Р., 2009).

В эволюционном ряду видов поведения, изображенном В. Вилюнасом, импринтинг занимает срединное положение между инстинктом и ассоциативным научением. По сути дела, ряд основан на «силе» стимулов: при инстинкте релизер задан генетически, при импринтинге он фиксируется в онтогенезе, при ассоциативном научении фиксируются только «ориентирующие» раздражители. Ассоциативное научение рассматривается В. Вилюнасом как явление мотивационное, при котором раздражитель, не имеющий эмоционального значения, приобретает его. Такое явление он назвал эмоциональным переключением. Если импринтинг направлен на поведение первостепенной важности, где метод «проб и ошибок» неуместен, то при ассоциативном научении условный раздражитель важен не сам по себе, а как ориентир, поэтому проверка сигналов целесообразна. Так, хищник внимательно прислушивается к шорохам, но понятно, что его интересуют не звуки, а пища (Вилюнас В., 2006).

Такое разграничение осложняется проблемой «врожденности» восприятия релизера. В основе восприятия многих релизеров лежит значительная доля приобретенных элементов. Особенно это относится к релизерам млекопитающих. Диапазон релизеров по этому показателю не позволяет провести четкую границу между инстинктом и импринтингом. Поэтому можно согласиться с авторами, предлагающими не выделять импринтинг в особый вид научения, а считать его одним из аспектов развития (Резникова Ж. И., 2005).

Явление избирательности стимулов не ограничивается инстинктом. Накоплено огромное число фактов, показывающих предпочтительность одних стимулов перед другими как при импринтинге, так и при ассоциативном научении (Seligman M. E., 1972). Такая избирательность стимулов может быть предопределена только генетическими факторами.

Интересные факты избирательности описаны для подражания. Обезьяны учатся бояться змей, наблюдая за сородичами. Воспитанные в неволе обезьяны не знают такого страха, но они приобретают его после просмотра видеозаписей испуганных сородичей. Можно сделать вывод, что такой страх — результат научения. Однако комбинированные демонстрации страха сородичей, вызванного змеей, с показом индифферентного объекта (цветка) не дают результата: цветок не становится источником страха (Резникова Ж. И., 2005). Это указывает на генетическую предрасположенность к определенным объектам.

Как «записывается» генетическая предрасположенность к определенным стимулам при инстинкте и научении — интереснейший вопрос генетики поведения.

Понятие «жесткости» применимо не только к инстинктам. Условные рефлексы могут быть тоже весьма «жесткими». Поскольку в живой природе каждое событие обычно интегрировано с другими событиями, то при ассоциативном научении формируется не одиночная поведенческая реакция, а их последовательность. Такую последовательность И. П. Павлов назвал **динамическим стереотипом.**

«Сила» динамического стереотипа просто поразительна. Если собака спонтанно «ритуализировала» какую-либо последовательность действий, то отучить ее от этого необычайно трудно. Физиологически «жесткость» стереотипа обусловлена сигнальным значением предыдущего действия для последующего. Особо сильные стереотипы, «удачно» зафиксированные в соответствующее время, аналогичны явлению импринтинга. Здесь мы в очередной раз наблюдаем тонкую грань между понятиями «наследственное» — «средовое»: конкретный стереотип определяется средой, но механизм его фиксации — генетически.

Выработка поведенческих стереотипов, которая базируется на системе условных рефлексов, получила название **стереотипизации.** Эволюционно она возникает для оптимизации путей реализации потребностей, поэтому имеет важное адаптивное значение. Этим и объясняется прочность выученных стереотипов, которая может не уступать по этому показателю инстинктам.

Мотивационный подход хорошо согласуется с современными представлениями о роли наследственности в поведении. Он наглядно объясняет природу агрессивного поведения и проблему спонтанности. Особенно плодотворна его роль в этологии человека, с драматической историей которой мы познакомились выше. Рассматривая инстинкт в антропогенезе, В. Вилюнас (2006) пишет: «*Инстинкт в эволюции человека сохраняется и развивается больше как форма мотивации, выражаемая базовыми эмоциями и предусматривающая поведенческое доучивание*». Чего бояться, чему радоваться, как вести себя в этих случаях — во многом определяется научением в ходе онтогенеза. Хотя и здесь нельзя исключить генетический компонент, определяющий направленность поведенческих программ или избирательность стимулов, чего мы коснемся ниже.

6.5. Поведенческий континуум

Представленные выше данные показывают, что между видами поведения, традиционно обозначаемыми инстинктом, импринтингом и ассоциативным научением, нет четких границ. В результате эволюционного анализа мы можем видеть, что между ними существует ***непрерывный континуум.*** Такую же картину мы уже наблюдали в отношении имитационных способностей при подражании. Диапазон континуума определяется степенью генетической детерминации всех аспектов поведения. Хотя в ассоциативном научении и стимулы, и реакции на них формируются в ходе онтогенеза, оно также в значительной степени генетически детерминировано. Генетический компонент не является свойством одного инстинкта. В той или иной мере он свойственен ***всем*** видам поведения. Более того, есть все основания считать, что в генотипе каждого вида зафиксирована

не только «программа действий» (инстинкт), но и «инструкции по обучению» (Зорина З. А. [и др.], 2002).

В этом плане встает вопрос: можем ли мы выделять инстинкт и научение как особые виды поведения? Пожалуй, нет. Их следует рассматривать как механизмы, в той или иной степени представленные практически в любом реальном поведении.

Таким же механизмом «жесткой» фиксации стимулов можно считать и импринтинг. Поскольку границы такой «жесткости» чрезвычайно размыты, можно согласиться с авторами, которые не считают импринтинг особым видом поведения. Ко всем классификациям поведения следует относиться как к «условным отрезкам» непрерывного континуума. Однако отметим, что знакомство с классификациями необходимо в учебном процессе, поскольку никто не будет отрицать значение верстовых столбов на непрерывно тянущейся дороге.

Споры вокруг природы импринтинга поднимают другой важный вопрос: сколько разных видов научения существует в природе? Не представляют ли они также непрерывный континуум? Ответить на этот вопрос пока трудно. Мы плохо понимаем нейрофизиологические механизмы некоторых феноменов при научении. Особую сложность представляет когнитивное научение, но говорить о природе когнитивных процессов можно будет только после раскрытия их нейрофизиологической основы.

Как когнитивные процессы участвуют в регуляции «жесткости» инстинкта? Многочисленные наблюдения заставляют усомниться в решающей роли когнитивных процессов в регуляции поведения даже высокоорганизованных животных. Так, описанная выше стереотипизация действий свойственна почти всем исследованным животным практически в равной степени. Создается впечатление, что подверженность стереотипизации не зависит от когнитивных способностей организма, будто бы стереотипы блокируют когнитивную деятельность. Оптимизация поведения не превышает 30 % как у крыс, так и у антропоидов (Зорина З. А., Полетаева И. И., 2003). Не является исключением и человек.

Российский приматолог Л. А. Фирсов (1920—2006) назвал шимпанзе рабами стереотипов. К этому выводу мне хотелось бы добавить: *а разве люди принципиально отличаются в этом плане? Разве они не рабы стереотипов? Вспомним упорное нежелание, а точнее неспособность человека изменить хоть что-то в своем поведении, несмотря на самые пагубные его последствия.* В психологии давно известно, что люди склонны обучаться путем приобретения умственных шаблонов (Голдберг Э., 2003). Тенденция к ритуализации самых обыденных действий четко прослеживается в поведении человека. При различных психопатологиях она принимает навязчивую форму. Можно заметить, что легкость фиксации ритуалов также заложена генетически. Так причудливо переплетены в нашем поведении генетические и средовые факторы. Возможно, сознание возникает в эволюции как специальная «инстанция» для «обоснования» своих стереотипов. Но какую роль в этом случае играют сами когнитивные процессы (мышление)?

Знаменитый бельгийский драматург М. Метерлинк (1882—1949), лауреат Нобелевской премии по литературе 1911 г., проявлял искренний интерес к вопросам естествознания. Во времена, когда наука уже полностью закрыла дорогу дилетантам, он, оставаясь «любителем-натурфилософом», сформулировал очень тонкие и глубокие мысли, выпустив в 1926 г. интересную книгу «Тайная жизнь термитов». Отмечая сложность поведения социальных перепончатокры-

лых, М. Метерлинк (2002) писал: «*...трудно найти зыбкую грань между инстинктом и разумом. Это тем более трудно, что обе способности, вероятно, имеют одно и то же происхождение*». Иронизируя по поводу антропоцентризма, он добавляет: «*...неведомая сила, которую мы называем инстинктом, а у самих себя, неизвестно почему, — разумом*». Пророческие мысли М. Метерлинка находят все большую поддержку в современной науке.

Неоднозначную взаимосвязь инстинкта и когнитивных процессов демонстрирует следующий парадоксальный факт. Эксперименты с пчелами и другими перепончатокрылыми поражают исследователей своими контрастами: способность решать исключительно сложные задачи уживается у этих насекомых с поразительной «тупостью». Но у этого парадокса есть логичное объяснение: при сильной степени генетической детерминации поведения его коррекция возможна только в таких экспериментальных задачах, которые не похожи на природную ситуацию. Тогда инстинкт не мешает проявлению «творческих способностей», поскольку «не настроен» на такие задачи (Резникова Ж. И., 2005).

Можно сказать, что адаптивное значение и эволюционная роль когнитивных процессов еще во многом остаются загадкой. Пока все рассуждения выливаются в нескончаемый поток гипотез. С некоторыми из них мы познакомимся при изучении психики.

Подведем итог рассмотрению эволюционных взаимоотношений разных видов поведения. Реализация стратегии пластичности как основной тенденции в эволюции поведения позвоночных достигается благодаря процессам научения. При этом происходит уменьшение «жесткости» инстинкта, его стереотипности и привязанности к ключевой стимуляции. Все большее значение приобретает онтогенетическая конкретизация инстинкта в результате научения, избавление от конкретности, однако при этом сохраняется тенденция действовать определенным образом. На всех ступенях филогенетической лестницы инстинкт ***лежит в основе*** поведения. Подчеркнем, что при самом высоком уровне организации происходит ***не вытеснение*** инстинкта, а его более совершенное инструментальное оснащение (Вилюнас В., 2006). Вот эта важная деталь, к сожалению, оказалась непонятой в психологии и гуманитарных науках.

Поскольку все многообразие поведения в природе представляет собой непрерывный континуум, то выделение отдельных типов вряд ли возможно. Это не исключает участия разных механизмов реализации поведения у разных организмов. Их сложная взаимосвязь и формирует природное многообразие поведения. Познание глубинных механизмов поведения будет зависеть от успехов нейрофизиологии. Как сказал выдающийся американский нейрофизиолог К. Лешли (1890—1958): «*Чтобы понимать поведение, надо понимать мозг*». Изучение нейрофизиологических механизмов поведения мы начнем в следующей главе.



ГЛАВА 7

КЛЕТОЧНЫЕ ОСНОВЫ ПОВЕДЕНИЯ

Вся современная наука делится
на физику и коллекционирование марок.

Э. Резерфорд (1871—1937),
выдающийся английский физик,
лауреат Нобелевской премии 1908 г.

Современная цитология (наука о клетке), которая стала одной из самых синтетических наук, неразрывно связана со всеми биологическими дисциплинами. Именно проникновение на уровень клетки позволило понять многие фундаментальные закономерности, сделав биологию «настоящей» наукой, а не «коллекционированием марок». На клеточном уровне представлены и основные механизмы поведения, скрыты главные тайны мозга и психики.

7.1. Клетка — структурно-функциональная единица жизни

Клеточная форма организации свойственна всем живым организмам. Если не касаться вопроса о приложимости понятия «живое» к вирусам (тем более что ответ, пожалуй, следует дать отрицательный), то клетку нужно признать атрибутом жизни.

В эволюционной систематике общепризнана версия независимого происхождения трех ветвей жизни: архей, бактерий и эукариот. Первые две ветви характеризуются прокариотным типом организации клеток. Есть версия, что существовала еще одна ветвь прокариот — хроноциты, которая не оставила прямых потомков (Hartman H., Fedorov A., 2002).

Принципиальными отличиями обладают эукариоты. Для эукариотических клеток характерны хромосомная организация генетического материала и разделение на обособленные участки — **компартменты.** К эукариотам относится подавляющее большинство организмов, живущих на Земле.

Происхождение эукариот загадочно. В настоящее время все большую популярность приобретает версия многократных симбиозов архей, бактерий и, возможно, хроноцитов в ходе эволюции (Мосевицкий М. И., 2008).

Внутри эукариот природа создала разные варианты организации клеток. У некоторых одноклеточных организмов клетка достигла исключительно высокого уровня сложности, со структурами, аналогичными органам многоклеточных. Свои особенности имеют клетки грибов и растений. Не касаясь вопроса о типах организации клеток, мы рассмотрим только клетки животных, обладающих нервной системой.

Клетки животных демонстрируют удивительное морфологическое разнообразие, что обусловлено разнообразием их функций. Процессы клеточной дифференцировки в ходе онтогенеза многоклеточного организма приводят к формированию разных тканей.

Тканью называется совокупность клеток и межклеточного вещества, обладающих общими морфофункциональными признаками. В гистологии (науке о тканях) обычно выделяют четыре основных типа тканей: эпителиальная, мышечная, соединительная и нервная.

Нервные и мышечные клетки, которые в дальнейшем мы рассмотрим более подробно, являются часто приводимыми примерами уникальной морфологии. Вместе с тем, клетки животных характеризуются не менее удивительной общностью структурной организации. Эту структурную организацию необходимо представлять, если мы хотим знать закономерности работы нервной системы, управляющей поведением, проникнуть в тайны мозга и психики.

Любая эукариотическая клетка включает в себя три взаимосвязанных отдела: плазматическую мембрану, цитоплазму, ядро.

7.2. Плазматическая мембрана

Плазматическая мембрана (плазмалемма) окружает клетку, отделяя ее содержимое от внешней среды. Внутри клетки мембраны окружают органоиды цитоплазмы, которые можно рассматривать отдельными компартментами со специфической биохимической средой. Мембраны играют ключевую роль в межклеточных взаимодействиях, в проведении сигналов, особенно нервного импульса. В связи с особой важностью мембран, в биологии клетки даже выделился особый раздел — мембранология.

Все мембраны построены по единой схеме, хотя могут различаться деталями строения и биохимическими особенностями. К 1972 г. С. Зингером и Г. Никольсоном была разработана жидкостно-мозаичная модель, которая удачно объясняла и динамичность, и устойчивость мембраны (Singer S., Nicolson G., 1972). Эту модель признают в настоящее время большинство цитологов. Согласно жидкостно-мозаичной модели, основу плазматической мембраны составляет двойной слой молекул липидов, в который особым образом встроены молекулы различных белков.

Все липиды представляют собой сложные эфиры жирных кислот и различных спиртов. В составе мембран обнаружены липиды трех классов: фосфолипиды, гликолипиды и стероиды. В мембранах животных клеток большую часть всех липидов составляют фосфолипиды — *глицерофосфолипиды* (спирт — *глицерин*) и *сфингофосфолипиды* (спирт — *сфингозин*). Гликолипиды представлены *цереброзидами, сульфатидами* и *ганглиозидами*, а стероиды — в основном *холестерином*. Из жирных кислот в мембранах животных клеток преобладают *пальмитиновая, олеиновая и стеариновая кислоты*. Основную структурную роль в биологических мембранах играют фосфолипиды. У них можно выделить гидрофобные «хвостики» из остатков *жирных кислот* и гидрофильные «головки» из остатка *фосфорной кислоты* и присоединенной к нему полярной группы. Они обладают выраженной способностью формировать двухслойные структуры. В водной среде фосфолипиды расположены таким образом, что «хвосты» обраще-

ны внутрь бислоя, а гидрофильные «головки» — наружу. Образующие бислой липиды могут перемещаться в различных направлениях, придавая динамичность структуре мембран. *Холестерин* придает мембранам определенную жесткость за счет увеличения плотности «упаковки» молекул фосфолипидов. В различных клетках дополнительные липиды характеризуются большим разнообразием.

Не меньшим разнообразием характеризуются и входящие в мембрану белки. Именно специфические белки определяют наиболее важные характеристики мембран. Периферические белки не проникают внутрь бислоя, а соединены с ним за счет электростатического взаимодействия. Интегральные белки погружены в бислой или проходят его насквозь. Молекулы белков, как и молекулы липидов, находятся в динамическом состоянии, проявляя разнонаправленную подвижность.

На поверхности мембран выделяют особую структуру — **гликокаликс.** Она образована углеводами, которые находятся в соединении с белками. Углеводные цепи гликокаликса представляют собой ветвистые полимеры, в состав которых входят *глюкоза, галактоза, нейраминовая кислота*, *фукоза, манноза* и другие моносахара. Они образуют на поверхности мембран множество клеточных рецепторов.

Клеточными рецепторами называется белково-углеводный мембранный комплекс, способный воспринимать определенные стимулы, отвечая на них специфической реакцией. Рецепторы есть на всех клетках, но некоторые клетки специализируются на рецепторной функции — они называются **сенсорными рецепторами.** В дальнейшем мы познакомимся с разными видами рецепторов.

Под мембраной выделяют субмембранную часть цитоплазмы с особой организацией опорно-сократимого аппарата.

Все структуры мембраны отражены на рис. 7.1.

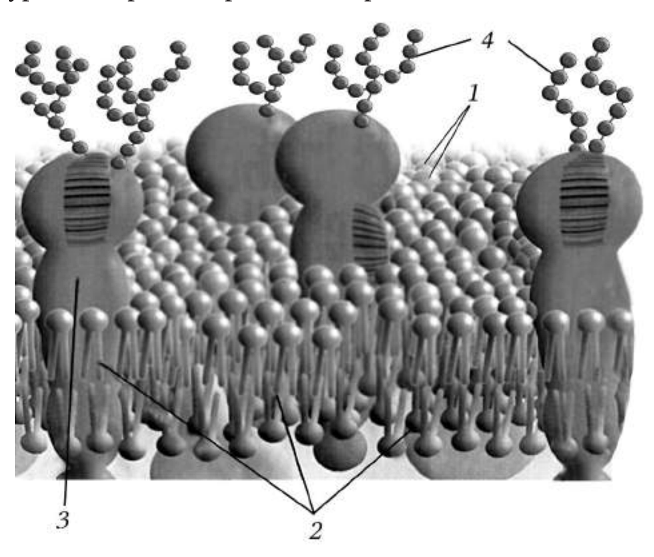


Рис. 7.1. Строение плазматической мембраны:

1 — гидрофильные «головки»; *2* — гидрофобные «хвостики» из остатков жирных кислот; *3* — интегральные белки; *4* — гликокаликс

Мембраны выполняют в клетке три основные функции.

Барьерная функция — для клеток и субклеточных частиц мембраны служат механическим барьером, отделяющим их от внешнего пространства.

Клеточная рецепция и межклеточные взаимодействия — рецепторы гликокаликса взаимодействуют с сигнальными молекулами и передают информацию в клетку. Такими сигнальными молекулами являются гормоны, медиаторы, регуляторные пептиды, гистогормоны, факторы роста, с которыми мы познакомимся далее. Рецепторы отвечают за поддержание иммунного статуса клетки и прохождение нервного импульса от одного нейрона к другому. Закономерности межклеточных взаимодействий определяют пути эмбрионального развития.

Транспортная функция — обеспечивает избирательное поступление в клетку и выделение из клетки определенных веществ. Эта функция играет особую роль в нервной ткани, поскольку с деятельностью транспортных систем, создающих неравномерное распределение ионов по обе стороны мембраны, связано возникновение биоэлектрических потенциалов и проведение возбуждения.

Трансмембранный транспорт осуществляется несколькими путями.

Пассивный транспорт не связан с затратами энергии, он осуществляется путем диффузии по градиенту концентрации.

Путем простой диффузии перенос осуществляется через липидный бислой мембраны (жирорастворимые и газообразные вещества) или через специализированные каналы (водорастворимые вещества, незаряженные молекулы).

При облегченной диффузии перенос вещества совпадает с направлением градиента, но существенно превосходит по скорости простую диффузию. Этот процесс происходит с участием белков-переносчиков. Таким путем через мембрану проникают в клетку небольшие органические молекулы. Каждый белок-переносчик взаимодействует только с одним типом молекул.

Наибольшее значение имеет транспорт через специализированные каналы. Каналы представляют собой белковые структуры, пронизывающие мембраны. Они могут находиться в открытом или закрытом состоянии. Проводимость канала играет определяющую роль в механизме проведения нервного импульса и будет рассмотрена далее.

Активный транспорт осуществляется против градиента концентрации, поэтому связан с затратой энергии.

Обычно активный транспорт сопряжен с работой специализированных систем — мембранных насосов. В различных клетках работает большое количество различных насосов, транспортирующих ионы Na^+, K^+, Ca^{2+}, H^+, Cl^-. Особое значение для жизнедеятельности клетки играет Na^+, K^+-насос или Na^+, K^+-АТФаза. Эта система перекачивает натрий из клетки и калий в клетку против их электрохимических градиентов за счет гидролиза АТФ, поддерживая преобладание K^+ внутри клетки, а Na^+ — снаружи.

Существует два типа Ca^{2+}-АТФаз. Одна из них обеспечивает выброс ионов кальция из клетки в межклеточную среду, другая — аккумуляцию кальция из клеточного содержимого во внутриклеточное депо. Обе системы способны создавать значительный градиент иона кальция.

Однако активный транспорт может осуществляться не только с помощью насосов, но и с использованием энергии ионных градиентов.

Работа клеточных насосов и ионных градиентов позволяет поддерживать разность потенциалов с наружной и внутренней стороны клеточной мембраны

от −30 до −100 мВ. Этот показатель получил название **потенциала покоя.** У большинства нейронов он составляет порядка −70 мВ. Отрицательное значение потенциала покоя указывает на то, что внутриклеточный заряд мембраны отрицателен по отношению к внеклеточной среде. Помимо мембранных насосов этому способствуют крупные биомолекулы, обычно несущие отрицательный заряд.

Потенциал покоя устанавливается на величине, уравновешивающей трансмембранный градиент концентраций разных ионов. Эта величина определяется уравнением Нернста. Во многих клетках (например, нейронах) решающее значение имеет равновесие ионов K^+, когда отрицательный заряд внутри клетки уравновешивает действие градиента его концентраций. Для других ионов такая мембрана практически непроходима. Однако разные клетки отличаются разной проницаемостью, что отражается на величине потенциала покоя. Во многих клетках мембрана проницаема для ионов Cl^-, который в этом случае играет важную роль в формировании потенциала покоя.

К особому типу мембранного транспорта относится транспорт в мембранной упаковке. **Эндоцитоз** — это поглощение веществ клеткой, а **экзоцитоз** — это выделение веществ клеткой путем слияния мембранного пузырька с плазмалеммой. Эти процессы мы также увидим в работе нервной системы.

Толщина биологических мембран составляет всего 7—10 нм, но их общая площадь в клетке весьма велика.

7.3. Цитоплазма

В цитоплазме различают гиалоплазму, цитоскелет и органоиды.

Гиалоплазма. Это коллоидная система цитоплазмы, где осуществляются разнообразные биохимические реакции. Здесь же сосредоточены основные питательные вещества, в основном в виде жировых капель и гранул гликогена.

Цитоскелет представлен белковыми нитями — филаментами. Они придают прочность клетке, упорядочивают размещение клеточных компонентов. В эукариотических клетках выделяют три системы филаментов. Все они выполняют опорную функцию, однако каждая система имеет свои специфичные особенности.

Микрофиламенты представлены нитями диаметром 6 нм, образованными полимеризацией глобул белка *актина*. В клетке актиновые нити связаны с большой группой дополнительных белков. Особо следует отметить белки *миозин* и *тропомиозин*, взаимодействие с которыми играет решающую роль в двигательной функции. Актин-миозиновая система свойственна всем клеткам, но наибольшее развитие она получила в клетках мышечной ткани. Эта же система, связанная с другими белками, образует сеть субмембранного отдела цитоплазмы — клеточный кортекс.

Микротрубочки представляют собой полые цилиндры диаметром 25 нм. Стенки микротрубочек образованы в результате полимеризации белка *тубулина*, связанного с разнообразными вспомогательными белками. Каждая молекула *тубулина* состоит из двух субъединиц — *α-тубулина* и *β-тубулина*. В клетке микротрубочки представлены как нестабильными структурами (веретено деления), так и постоянными (центриоли, кинетосомы, жгутики, реснички).

Природа микротрубочек вызывала жаркие споры специалистов, порождая иногда самые фантастические гипотезы. В симбиотической гипотезе Л. Марге-

лис предшественниками микротрубочек рассматривались спирохетоподобные прокариоты (Маргелис Л., 1983). Этот взгляд не нашел поддержки у эволюционистов, но в последнее время он вновь возродился в версии хроноцитов как симбионтов-предшественников, давших начало микротрубочкам (Hartman H., Fedorov A., 2002). Некоторые из гипотез, связывающие микротрубочки с поведением и психикой, будут рассмотрены нами далее.

Промежуточные филаменты представлены нитями диаметром 8—10 нм, состоящими из белков, специфичных для разных тканей. Примерами таких белков служат белки *нейрофиламентов* нейронов, белок *десмин* мышечной ткани, белок *кератин* эпителиальной ткани.

Органоиды. В цитоплазме эукариотической клетки расположены органоиды, имеющие плазматическую мембрану, в которых происходят специфические биохимические процессы. Немембранными являются самые мелкие органоиды — рибосомы.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) представляет собой систему полостей, соединенных друг с другом. Мембрана ЭР образует непрерывную поверхность с многочисленными складками. Степень развития ЭР варьирует в разных типах клеток, но обычно он занимает более 10 % объема клетки. Различают два типа ЭР.

Гранулярный ЭР представлен системой уплощенных цистерн, на мембранах которых со стороны цитоплазмы расположены рибосомы. На рибосомах происходит важнейший процесс — синтез белка. При этом ЭР выполняет транспортную функцию, направляя синтезированный белок в необходимое место. В цистернах гранулярного ЭР также происходит биохимическая обработка полипептидных цепей, в частности гликозилирование — соединение белковой цепи с углеводами, что имеет ключевое значение в структуре гликокаликса мембран.

Агранулярный ЭР состоит из мембранных трубочек и канальцев. На его мембранах нет рибосом. Основной функцией агранулярного ЭР является синтез липидов, в том числе и мембранных. Поэтому высокой степени развития агранулярный ЭР достигает в клетках, специализацией которых является метаболизм липидов и стероидов.

Две формы ЭР, не прерываясь, переходят одна в другую, образуя области с меньшим или большим количеством рибосом.

Аппарат Гольджи (АГ) является важнейшей частью метаболической системы клетки. Он представлен многочисленными группами цистерн и мелких пузырьков. Цистерны обычно располагаются стопками (рис. 7.2). Функцией АГ

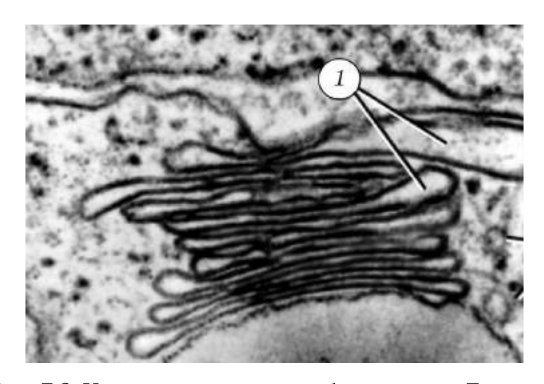


Рис. 7.2. Участок цитоплазмы. *1* — аппарат Гольджи

является упаковка, доработка и сортировка секреторного продукта, а также образование лизосом.

В АГ обычно выделяют цис-цистерны, которые обращены внутрь клетки и обычно находятся в тесном контакте с ЭР, и транс-цистерны, которые обращены к клеточной мембране. На транс-цистернах образуются секреторные пузырьки и лизосомы.

Лизосомы представляют собой мембранные пузырьки, содержащие ферменты *кислые гидролазы*, проявляющие максимальную активность в кислой среде. Сегодня известно более пятидесяти лизосомных ферментов. Мембрана лизосом содержит АТФ-зависимый протонный насос, который закачивает ионы водорода внутрь лизосомы и таким образом создает там кислую среду. Первичная функция лизосом — участие в процессах внутриклеточного расщепления макромолекул до низкомолекулярных соединений. Эти процессы подразделяют на гетерофагию и автофагию.

Гетерофагия — это переваривание веществ, попавших в клетку извне путем эндоцитоза (например, при фагоцитозе).

Автофагия — это расщепление собственных макромолекул. Автофагия является процессом, необходимым для нормальной жизнедеятельности клетки, для обновления ее структурных компонентов. Так происходит уничтожение фагоцитированных бактерий, обновление костной ткани, очищение поверхности легочных альвеол и многое другое.

Интересно, что у человека нервные клетки с возрастом темнеют, что связано с падением активности лизосомных ферментов, вследствие чего происходит накопление пигментов *липофуксина* и *меланина*. Такой показатель можно рассматривать как тест на «изношенность» организма.

Лизосомы образуются путем отшнуровывания от боковых поверхностей транс-цистерн аппарата Гольджи. Среднее их количество в клетке — около трехсот.

Пероксисомы по внешнему виду похожи на лизосомы, но принципиально отличны от них. Они осуществляют биохимические реакции с участием кислорода, в частности, с образованием перекиси водорода. Возможно, пероксисомы имеют очень древнее происхождение. На начальных этапах эволюции клетки пероксисомы осуществляли все окислительные реакции, пока эту роль не взяли на себя митохондрии. На заре развития жизни на Земле кислород был ядовитым отходом метаболизма.

Митохондрии являются самыми крупными органоидами животной клетки. Количество и форма митохондрий в клетках может значительно варьировать, в зависимости от систематической группы и типа ткани. В митохондриях проходят аэробные процессы биологического окисления, что определяет их роль в клетке. В ходе этих процессов образуется основное количество АТФ. Поэтому клетки, потребляющие много энергии, имеют и много митохондрий.

План строения митохондрий общий для всех эукариот. Они окружены двумя мембранами — наружной и внутренней. Таким образом, в митохондриях образуются два компартмента — межмембранное пространство и матрикс.

Наружная мембрана обладает высокой проницаемостью, поэтому химический состав межмембранного пространства сходен с химическим составом цитоплазмы. Внутренняя мембрана, напротив, непроницаема для большинства ионов, поэтому биохимический состав матрикса уникален. Он содержит сотни различных ферментов, в том числе ферменты цикла жирных кислот и цикла

Кребса. Однако наиболее важные ферментативные комплексы расположены в самой внутренней мембране. Первоочередную роль из них играют: *транспортные белки, ферменты дыхательной цепи* и *АТФ-синтетаза*. Для увеличения площади поверхности внутренняя мембрана образует складки — кристы. Форма и количество крист зависят от функциональной активности митохондрий.

В матриксе находятся несколько копий кольцевой митохондриальной ДНК, митохондриальные рибосомы, транспортные РНК (т-РНК) и ферменты, регулирующие работу митохондриальных генов. Наличие собственного генома позволяет относить митохондрии к полуавтономным структурам.

Рибосомы — это самые мелкие органоиды. Они представляют собой частицы, состоящие из четырех разновидностей р-РНК и нескольких десятков видов белка. Состоят рибосомы из двух субъединиц, которые синтезируются в ядрышке, а объединяются в цитоплазме во время процесса трансляции.

Функцией рибосом является синтез белка. В цитоплазме рибосомы могут быть расположенны либо свободно, либо на мембранах ЭР. Причем между ними наблюдается определенное «разделение труда». Так, белки митохондрий и цитоскелета синтезируются на цитоплазматических рибосомах, а белки мембран и лизосом — на рибосомах ЭР.

7.4. Клеточное ядро

Клетка эукариотического организма всегда имеет ядро, что нашло отражение в названии группы. Ядро также можно рассматривать как отдельный компартмент, в котором выделяют как субсистемы поверхностный аппарат ядра, кариоплазму, хроматин и ядрышко.

Поверхностный аппарат ядра. Отграничивает ядро от цитоплазмы, что позволяет разграничить во времени и пространстве процессы транскрипции (синтез РНК) и трансляции (синтез белка). Этот факт имел принципиальное значение для эволюции эукариот.

Поверхностный аппарат ядра включает в себя наружную и внутреннюю ядерные мембраны и ламину. Наружная мембрана непосредственно переходит в мембраны ЭР со стороны цитоплазмы и во внутреннюю мембрану в области ядерных пор. Мембраны разделены перинуклеарным пространством.

Поры содержат восемь белковых глобул порового комплекса, с участием которых осуществляется взаимосвязь ядра и цитоплазмы. Обычно клетка содержит 3—4 тыс. пор.

Ламина — это плотный слой белковых фибрилл, примыкающих ко внутренней ядерной мембране. Она поддерживает форму ядра, участвует в формирование порового комплекса.

Кариоплазма. Аналог цитоплазмы для клетки. Хотя кариоплазма содержит комплекс фибриллярных белков, который обеспечивает структурную организацию компонентов ядра, вопрос о наличии в ядре аналога цитоскелета остается открытым.

Хроматин. Содержит ДНК, на которой записана наследственная информация организма. Хроматин представляет собой хромосомы, находящиеся в деспирализованном состоянии, в котором невозможна их индивидуальная идентификация. **Хромосомы** — это сложные ДНК-белковые образования, способные к структурным модификациям во время клеточного цикла.

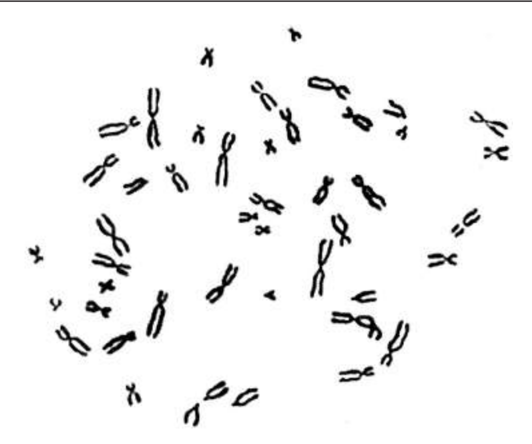


Рис. 7.3. Кариотип человека

Каждая клетка любого организма содержит определенное число хромосом. Совокупность хромосом клетки называется **кариотипом** (рис. 7.3). Количество хромосом в кариотипе не зависит от уровня организации живых организмов — некоторые протисты имеют более тысячи хромосом. У человека — 46 хромосом, у собаки — 78, у коровы — 60, у дрозофилы — 8, у шимпанзе — 48, у картофеля — 48 и т. д.

В кариотипе выделяются пары одинаковых (по структуре, форме и генному составу) хромосом — это **гомологичные хромосомы.** Одна из них является хромосомой материнского организма, а другая — отцовского. Кариотип, в котором каждая хромосома набора представлена парой гомологов, называется **диплоидным** и обозначается ***2n*.** Кариотип половых клеток содержит половинный набор хромосом (по одной хромосоме из пары гомологов), называется **гаплоидным** и обозначается ***n*.**

Генетическое определение пола связано с наследованием особых **половых хромосом.** Половые хромосомы также представляют собой пару гомологичных хромосом. Хотя они могут значительно отличаться по генному составу и структуре, у них обычно имеется гомологичный участок. Неполовые хромосомы называются **аутосомами.**

Пол, имеющий одинаковые половые хромосомы, называется гомогаметным, а пол, имеющий разные половые хромосомы, — гетерогаметным. Необходимо помнить, что формирование половых признаков, полового поведения — это сложный, многоступенчатый процесс, происходящий во время онтогенеза. Половой кариотип — только первая ступень этого процесса.

Ядрышко. Место образования рибосомных субъединиц, хотя в последние годы открыты и другие функции этой ядерной структуры. Ядрышко образуется на участках ДНК, содержащих многочисленные повторяющиеся гены, кодирующие рибосомные РНК. Эти участки называются **ядрышковыми организаторами.**

Благодаря наличию ДНК ядро становится информационным центром эукариотической клетки. Генетическая информация, закодированная в форме генов, определяет признаки клетки, организма, вида. Все клетки имеют одинаковые гены, но, вследствие различий в их экспрессии, происходит процесс клеточной дифференцировки и формирование разных тканей. Все эти типы тканей прини-

мают участие в реализации поведения, хотя первостепенное значение имеет функционирование нервной ткани. С нее мы начнем рассмотрение клеточных механизмов поведения.

7.5. Нервная ткань

Нервная ткань представлена двумя типами клеток: нейронами и нейроглией.

Нейроны способны воспринимать раздражение и передавать информацию в виде электрических импульсов. На основе этих свойств нейронов у животных сформировалась нервная система — выдающееся творение природы. То, что нервные импульсы имеют электрическую природу, впервые предположил итальянский анатом Л. Гальвани (1737—1798), но доказательства этому были получены только в 1843 г. выдающимся немецким физиологом Э. Дюбуа-Реймоном (1818—1896). Термин «нейрон» предложил в 1891 г. В. фон Вальдейер (1836—1921).

Нейроны обладают уникальной клеточной морфологией. Они характеризуются различными отростками, иногда достигающими гигантской длины. Эти отростки делят на два вида.

Дендриты передают информацию от периферии к телу нейрона. Количество дендритов сильно варьирует в многочисленных разновидностях нервных клеток. Они обычно ветвятся по ходу своего пути.

Аксоны проводят нервный импульс от тела нейрона к рабочему органу или другому нейрону. Аксоны не ветвятся, за исключением концевого участка, где образуются идущие параллельно ветви — **коллатерали.** Длина аксона обычно превышает длину любого дендрита, но иногда дендрит может быть больше аксона. Хотя в последнее время показана возможность наличия нескольких аксонов у одного нейрона, обычно нейроны имеют по одному аксону.

Тело нейрона — **перикарион** содержит ядро и основное количество цитоплазмы с органоидами. Нейрон имеет все структуры, характерные для стандартной эукариотической клетки. Спецификой нейрона долгое время считалось *тигроидное вещество*, выявленное еще в конце XIX в. Электронная микроскопия показала, что оно представляет собой густую сеть *гранулированного ЭР* вместе со свободными *рибосомами*. Хорошо развит в нейронах и АГ. Именно в нейронах выдающийся итальянский гистолог, лауреат Нобелевской премии 1906 г. К. Гольджи (1843—1926) открыл структуру, названную его именем. Развитие этих клеточных структур указывает на интенсивность синтетических процессов в нервных клетках.

Нейроны, играющие особую роль в организме, имеют уникальные биохимические особенности. Они выражаются в наличии многочисленных нейроспецифических белков, липидов, в строении клеточных мембран, в специфике метаболизма. Следует отметить наличие систем разнообразной коррекции экспрессии генов нейронов. Количество экспрессируемых генов нейронов значительно больше, чем в других тканях. Такие особенности обусловливают исключительно высокую интенсивность энергетического обмена: мозг млекопитающих, в том числе и человека, потребляет до 25 % *кислорода*, поступающего в организм, и до 70 % *глюкозы*, выделяемой из печени в кровь (Ещенко Н. Д., 1999).

Но главная особенность нейрона — генерация электрических импульсов проистекает из его способности изменять потенциал мембраны. В этой способ-

ности ключевую роль играют специальные каналы, определяющие трансмембранный поток ионов. Обычно каналы представлены сложными трансмембранными белками, состоящими из нескольких субъединиц. Функциональная значимость ионного канала определяется переходом между открытым и закрытым состоянием.

Выделяют два типа каналов.

Потенциал-зависимые каналы реагируют на изменение трансмембранного потенциала. Наибольшее значение имеют катионные каналы Na^+, K^+, Ca^{2+} и анионные каналы Cl^-, образующие множество разновидностей.

Лиганд-зависимые каналы реагируют на химическое вещество (лиганд), преобразуя химический сигнал в электрический. Центры связывания лиганда могут быть расположены как снаружи клетки, так и со стороны цитоплазмы, что определяет ее реагирование на внеклеточные и внутриклеточные стимулы. Примером второй разновидности могут служить каналы, активируемые ионами Ca^{2+} и циклическими нуклеотидами цитоплазмы.

В отличие от потенциал-зависимых каналов, работающих по принципу «все или ничего», лиганд-зависимые каналы генерируют электрический сигнал, сила которого зависит от интенсивности и продолжительности действия химического сигнала. К изменению мембранного потенциала они нечувствительны. Каждый нейрон обладает только одним типом каналов, хотя в последнее время обнаружены нейроны, имеющие оба типа.

В аксоне мы наблюдаем еще одно интересное явление, связанное с движением цитоплазмы, — **аксонный транспорт.** Гигантская длина аксона обусловливает значительное превышение его размеров над размерами перикариона. Однако в цитоплазме аксона почти нет органоидов для синтеза белка (ЭР и рибосом). Белки и другие необходимые вещества поступают к коллатералям аксонным транспортом. В движении цитоплазмы по аксону принимают участие все три системы цитоскелета, но детальный механизм пока до конца не понятен.

Нейроглия формирует специальную среду для нейронов как чрезвычайно специализированных клеток. Она возникла на самых ранних этапах эволюции нервной системы, развиваясь из того же нервного зачатка, что и нейроны. Нейроны и глия плотно упакованы друг с другом. Глиальные клетки, как и нейрон, содержат ионные каналы и рецепторы для нейромедиаторов, но не способны генерировать нервный импульс. Их потенциал покоя может достигать −90 мВ.

В нейроглии выделяют три вида клеток.

Эпендимоциты подобно эпителию выстилают все полости мозга и спинномозговой канал.

Астроциты, имеющие многочисленные короткие отростки (часто их намного больше, чем у нейронов).

Олигодендроциты, имеющие немногочисленные отростки, наиболее разнообразны и широко представлены в нервной системе.

Изначально нейроглии приписывали только опорную, трофическую и защитную функции, роль поддержания гомеостаза среды, окружающей нейроны. Однако в настоящее время предполагается активное участие глиальных клеток в функционировании нейронов, тесное взаимодействие между ними через межклеточную среду посредством секреции и поглощения различных веществ. Число клеток нейроглии фантастически велико, примерно на порядок выше, чем число нейронов. Многие нейрофизиологи считают, что все функции нейроглии

в организме до конца не раскрыты, что их роль, несомненно, шире, чем принято думать. Некоторые авторы даже отводят астроцитам основную роль в нервной системе, а нейронам — вспомогательную (Куб Э., 2011).

Одной из специфических функций нейроглии является изоляционная. Наиболее наглядно ее выполняют *швановские клетки* (разновидность *олигодендроцитов*), окружающие аксоны. Путем последовательного обертывания *швановской клеткой* аксона формируется миелиновое нервное волокно. Оно позволяет значительно увеличить скорость проведения нервного импульса. Миелиновая оболочка — это многослойная мембранная структура вокруг аксона, практически лишенная цитоплазмы. Ее отличительной особенностью является наличие гликолипида *галактоцереброзида.*

В миелиновой оболочке выделяют участки контакта двух *швановских клеток,* где миелин отсутствует, — **перехваты Ранвье.** Они так названы по имени французского анатома Л. Ранвье (1835—1922), обнаружившего данные участки.

Прохождение нервного импульса чаще всего заканчивается на мышце. Кроме того, некоторые мышечные клетки сами способны генерировать нервный импульс. Поэтому нам необходимо познакомиться с работой мышечных клеточных структур, благодаря которым и реализуется поведение.

7.6. Мышечная ткань

Мышечная ткань формировалась в эволюции многоклеточных животных путем гипертрофии актин-миозиновой сократительной системы. Поскольку такая система есть у всех клеток, то разные виды мышечной ткани возникали в процессе эволюции многократно и независимо в разных систематических группах.

В строении мышечной ткани наглядно проявляется принцип параллелизма, где удивительно сочетаются единообразие (везде используется актин-миозиновая система, везде образуются структуры вытянутой формы) и разнообразие (используются клетки разных источников, формируются многочисленные модификации). Такой феномен весьма затрудняет классификацию мышечных тканей, особенно среди беспозвоночных, где их разнообразие исключительно велико.

Мышечная ткань позвоночных животных делится на три вида.

Поперечнополосатая мышечная ткань формирует скелетную мускулатуру тела. Структурной единицей этой ткани является **мышечное волокно**. Оно представляет собой многоядерный симпласт, образующийся в результате слияния цитоплазмы отдельных клеток. Ядра, число которых может достигать сотен, как и многочисленные митохондрии, локализованы по периферии симпласта.

Особенностью строения отличается поверхностный аппарат мышечного волокна — **сарколемма.** Она включает в себя электрически возбудимую плазмалемму (как у нейронов) и сложный надмембранный комплекс, состоящий из белков и мукопротеидов, — базальную пластинку. Между базальной пластинкой и плазмалеммой находятся *клетки-сателлиты*, способные к митозу. Они участвуют в регенерации мышечной ткани, способны сливаться с образованием симпласта. Сарколемма через равные промежутки формирует систему Т-каналов, служащих для проведения нервного импульса внутрь волокна.

Цитоплазма (саркоплазма) имеет красный цвет благодаря присутствию белка *миоглобина* и развитый цитоскелет, образованный промежуточными фила-

ментами из белка *десмина*. Но основной объем мышечного волокна занимают **миофибриллы** — структуры упорядоченных актин-миозиновых нитей. Количество миофибрилл в мышечном волокне может значительно варьировать. Все миофибриллы окружены единой системой специализированного агранулярного ЭР — **саркоплазматическим ретикулумом**, который играет важную роль в физиологии мышечного сокращения.

Для объяснения механизма мышечного сокращения было предложено множество гипотез. Настоящую революцию в физиологии произвела модель «скользящих нитей», выдвинутая в 1954 г. английским биологом Г. Хаксли (р. 1924). Согласно этой модели, функциональной единицей миофибриллы является **саркомер** — участок между двумя Z-дисками, к которым крепятся тонкие *актиновые* нити. Толстые *миозиновые* нити при сокращении углубляются в промежутки между *актиновыми*, уменьшая длину саркомера. Модель «скользящих нитей» находит подтверждение в электронно-микроскопических исследованиях.

Восприятие нервного импульса и мышечное сокращение сопровождаются сложными биохимическими превращениями, которые мы рассмотрим позднее. Необходимо отметить, что скелетные мышцы иннервируются не только аксонами, определяющими мышечное сокращение, но и афферентными волокнами, передающими информацию в мозг от сухожилий, связок, суставов и от самих мышц. Эта информация позволяет организму ощущать положение тела в пространстве.

Сердечная мышечная ткань демонстрирует особенно яркий пример параллелизма. Скелетная и сердечная мышечные ткани имеют принципиально единую структурную организацию сократимого аппарата с упорядоченным расположением миофибрилл, несмотря на разное происхождение (скелетная мускулатура развивается из миотома, а сердечная — из целомического эпителия). Обе ткани образуют мышечное волокно, но формируется эта структура по-разному: в скелетной мышце — путем симпласта, в сердечной мышце — путем объединения единичных клеток специализированными контактами. В отличие от скелетной мускулатуры, сокращение сердечной мышцы непроизвольное.

Клетки сердечной мышечной ткани — *кардиомиоциты*, не теряя самостоятельности, столь тесно связаны между собой, что их первоначально принимали за симпласт. Область между *кардиомиоцитами* представляет собой сложный комплекс, обеспечивающий прочное соединение двух клеток, необходимое при высоких нагрузках мышечного сокращения. В местах перехода нервного импульса с одного *кардиомиоцита* на другой их мембраны вплотную соединяются друг с другом, образуя щелевые контакты.

Особую разновидность клеток сердечной мышечной ткани представляют собой *атипичные кардиомиоциты*. Они практически потеряли способность к сокращению, зато приобрели способность к проведению, а некоторые — даже к генерации нервного импульса, наподобие нейронов.

Прохождение нервного импульса по сердцу можно проследить по электрокардиограмме (ЭКГ), что имеет огромное значение для медицинской диагностики.

Гладкая мышечная ткань образует сократимый аппарат внутренних органов и кровеносных сосудов. Она состоит из одноядерных веретенообразных клеток. Хотя актин-миозиновая система ориентирована в основном в продольном направлении, отсутствует такая регулярность в расположении волокон, какую мы наблюдали в предыдущих группах мышц. В гладкой мускула-

туре позвоночных обнаружены принципиальные отличия в организации сократимых структур.

Однако, как и в других видах мышечных тканей, в гладких мышцах можно наблюдать интеграцию отдельных клеток в функциональные структуры для согласования действий при сокращении. Такой функциональной единицей является пучок клеток. Пучки гладкой мускулатуры аналогичны по своему значению мышечным волокнам скелетных мышц.

Гладкая мускулатура является самой древней из мышечных тканей, поэтому она образует множество вариантов, особенно у беспозвоночных. В гистогенезе гладкая мышечная ткань развивается из *мезенхимы* — общего зачатка для всех тканей внутренней среды позвоночных. В ходе филогенеза она возникает путем специализации на функции сокращения оседлых клеток.

Особый интерес представляют варианты гладкой мускулатуры из других источников. Классическим примером является сфинктер зрачка, происходящий из зачатка нервной системы, по сути дела, «нейрон, превратившийся в мышцу». Это еще один пример принципа параллелизма в эволюционной гистологии.

7.7. Эпителиальные и соединительные ткани

Эпителиальная ткань — это разновидность тканей животных, производная всех трех зародышевых слоев. Всевозможные виды эпителиев объединяет прочное соединение клеток в единый пласт, расположенный на **базальной мембране**, и обусловленная этим полярность пласта. В организме эпителии выполняют барьерную, выделительную, секреторную и другие функции. Традиционно их делят на две группы: покровные и железистые.

Первая группа необыкновенно разнообразна и включает ткани, покрывающие тело и полостные органы (кишечник, воздухоносные пути, протоки выделительной и половой систем). Вторая группа специализируется на секреторной функции, что обусловливает у клеток высокую степень развития ЭР и АГ, задействованных в секреторном процессе.

Секреторные клетки обычно входят в состав многоклеточных желез, которые делят на железы внешней секреции, или **экзокринные** (выделяют секрет через протоки наружу), и железы внутренней секреции, или **эндокринные** (выделяют секрет в кровь). Функционирование эндокринных желез в огромной степени связано с поведением. Их деятельность изучает наука эндокринология, которая все больше приобретает общетеоретическое значение и будет рассмотрена нами в специальном разделе.

Соединительные ткани (или **ткани внутренней среды**) представляют собой наиболее разнообразный тип тканей животных. Вместе с тем, в отличие от эпителиальных и мышечных тканей, все соединительные ткани имеют единое происхождение из *мезенхимы* (зародышевая ткань мезодермы). Несмотря на морфологическое разнообразие, все они состоят из клеток и неклеточного вещества. Как и эпителии, соединительные ткани традиционно также делят на две группы: стромальные ткани и свободные клеточные элементы (СКЭ).

Первая группа включает многочисленные ткани, выполняющие трофическую и опорную функции. Их структурной особенностью является наличие во-

локон двух типов в межклеточном веществе: *коллагеновых* и *эластичных.* Само межклеточное вещество состоит преимущественно из различных *мукополисахаридов.* Разное соотношение этих составляющих обусловливает разную степень твердости, механической прочности и эластичности у различных видов стромальных тканей. К ним относятся: ретикулярная ткань, рыхлая соединительная ткань, плотная соединительная ткань, жировая ткань, хрящ, кость. Некоторые из этих тканей участвуют в процессе движения, которое является внешним выражением поведения: костная и хрящевая ткани служат основой скелета, а плотная соединительная ткань входит в состав сухожилий и связок, прикрепляющих мышцы к скелету. Кроме того, она образует оболочки для мышц, нервов и нервных ганглиев.

Система СКЭ осуществляет функции поддержания гомеостаза, транспорта веществ по организму и защиты его от инфекции. Ее клетки свободно циркулируют по трем жидкостным средам организма (тканевая жидкость, кровь, лимфа), в связи с чем очертить границы конкретной ткани весьма сложно. В традиции западной науки принято выделять кровь в особый, 5-й тип тканей. Учитывая резкие структурно-функциональные отличия ее от других видов соединительных тканей, такая классификация кажется оправданной. Но СКЭ могут проходить через стенки сосудов и интегрироваться в соединительной ткани. Более того, некоторые СКЭ выполняют свои основные функции только после интеграции, а кровь для них является просто системой транспорта. Поэтому логичнее рассматривать систему СКЭ как жидкую соединительную ткань, у которой отсутствуют волокна в межклеточном веществе.

Среди СКЭ млекопитающих и человека выделяют семь разновидностей: *эритроциты, кровяные пластинки, эозинофилы, базофилы, нейтрофилы, моноциты* и *лимфоциты.* Первые два вида являются безъядерными, причем пластинки представляют собой «осколки» цитоплазмы. Пять последних клеточных форм обычно объединяют в группу «лейкоциты», но это деление является скорее исторической традицией. Изучение процесса кроветворения (гемопоэза) показало, что его первым этапом является дифференцировка предшественников *лимфоцитов* от предшественников всех остальных видов СКЭ.

Самые крупные клетки крови — *моноциты.* Они способны к фагоцитозу и выполняют защитные функции. *Моноциты* могут покидать кровяное русло, проникая в разные ткани. Там они дают начало самым разнообразным клеткам, которые объединяют под общим названием «макрофаги». К ним относятся *гистиоциты* соединительной ткани, *остеокласты* костной ткани, клетки *микроглии* нервной ткани и многие другие.

Лимфоциты включают в себя популяции *Т-лимфоцитов* и *В-лимфоцитов*, которые определяют клеточный и гуморальный иммунитет организма. Изучением иммунитета занимается иммунология, которая, как уже говорилось, становится одной из ведущих биологических наук. Ее фундаментальные разработки приобретают общетеоретическое значение. Нет сомнений, что они помогут раскрыть и многие тайны поведения.

Тесную взаимосвязь между иммунологией и нейрофизиологией демонстрирует феномен **гематоэнцефалического барьера** — уникальной структуры мозга. Его основу составляют клетки *эндотелия,* образующего стенки капилляров. *Эндотелий* разные авторы относят либо к эпителиальным, либо к соединительным тканям, в зависимости от взятых за основу принципов классификации. Обычно *эндотелий* пропускает различные вещества, включая белки, в тканевую жидкость, откуда они удаляются по лимфатическим капиллярам. В ЦНС, где

нет лимфатических капилляров, эндотелиальные клетки соединены плотным, непрерывным слоем. Этот слой окружен слоем толстой базальной мембраны, а она — слоем *астроцитов*.

Гематоэнцефалический барьер служит непреодолимым препятствием для крупных молекул. Многие микробы, вирусы, токсины, лекарственные препараты не могут его преодолеть, что объясняет устойчивость мозга к инфекциям. Исключение составляет гипоталамус — наиболее уязвимое место мозга.

Гематоэнцефалический барьер изолирует мозг, имеющий огромное количество специфических компонентов, от собственной иммунной системы. Некоторые авторы считают, что для организма в процессе эволюции оказалось проще отгородить мозг, чем усложнять механизм опознания «свое—чужое» (Савельев С. В., 2005). Однако есть данные, которые не подтверждают столь однозначный вывод. Механизмы взаимоотношений между нервной и иммунной системами еще и не полностью поняты.

* * *

Структурно-функциональные особенности различных тканей и их клеток подробно изучаются в курсах цитологии и гистологии. Краткий обзор многообразия клеток, формирующих разные ткани, был нам необходим для лучшего понимания клеточных механизмов поведения. Можно было заметить, что в реализации поведения принимают участие все виды тканей. Сигнальная функция нервных клеток играет здесь определяющую интегративную роль.

7.8. Сигналы нервных клеток

Нервная система возникает в ходе эволюции для анализа организмами поступающей информации. С этой целью нервные клетки используют электрические и химические сигналы. Электрические сигналы бывают двух видов.

Градуальный потенциал возникает в локальном участке мембраны. Амплитуда градуального потенциала обычно пропорциональна интенсивности стимула и постепенно (градуально) уменьшается, преодолевая сопротивление мембраны. Поэтому он способен передаваться только на небольшие расстояния (1—2 мм), после чего затухает. Градуальный потенциал генерируется в рецепторах (рецепторный потенциал) и в синапсах (постсинаптический потенциал), которые мы рассмотрим позже.

Потенциал действия (ПД) — это электрическое выражение нервного импульса. Он представляет собой резкий скачок трансмембранного потенциала и возврат его к исходному показателю. ПД не затухает по мере движения от места возникновения и поэтому способен передаваться на значительные расстояния. Его амплитуда несравненно больше, чем у градуального потенциала, и не изменяется по ходу движения. Интенсивность стимуляции кодируется частотой ПД. Принцип кодирования информации в нервной системе был открыт английским нейрофизиологом Э. Эдрианом (1889—1977), лауреатом Нобелевской премии 1932 г.

Возникновению ПД всегда предшествует локальный градуальный потенциал. Не все нервные клетки способны генерировать ПД — он связан со способно-

стью распространять локальную перезарядку мембраны, если изменение ее потенциала достигнет определенного порогового уровня. Причиной этих изменений служит восприятие стимулов, поступающих от других нейронов или от сенсорных рецепторов, с образованием постсинаптических потенциалов.

Генерация ПД происходит в особой области нейрона у основания аксона, которая называется *аксонным холмиком*. В его формировании стартовую роль выполняют потенциал-зависимые Na^+-каналы. Эти каналы открываются, когда разность потенциалов на мембране изменяется выше порога.

По открытым Na^+-каналам ионы Na^+ устремляются внутрь клетки по градиенту концентрации. Чем больше ионов Na^+ входит в клетку, тем быстрее уменьшается потенциал мембраны, поскольку все больше открывается высокопороговых Na^+-каналов. Падение потенциала мембраны получило название **деполяризации.** Однако изменение потенциала продолжается в другую сторону до величины примерно 50 мВ. Таким образом, общая амплитуда потенциала мембраны составляет около 120 мВ, хотя этот показатель у разных клеток различен. После достижения максимального значения Na^+-каналы закрываются и начинается процесс **реполяризации.**

В это время открываются потенциал-зависимые K^+-каналы задержанного действия. K^+ начинает по градиенту выходить из клетки, и потенциал мембраны быстро восстанавливается. Происходит даже кратковременное превышение потенциала покоя — **гиперполяризация.** Активность Na^+, K^+-насоса мембраны возвращает исходный уровень потенциала покоя. Все рассмотренные события занимают промежуток времени в 2—3 мс.

Данная модель была предложена английскими нейрофизиологами А. Ходжкиным (1914—1998) и Э. Хаксли (р. 1917), лауреатами Нобелевской премии 1963 г.

Распространение нервного импульса по аксону представляет собой волну изменений потенциалов мембраны со скоростью около 100 м/с. Это распространение происходит скачками, от одного перехвата Ранвье к другому, поскольку только в этом месте возможна деполяризация, а также только в одном направлении, так как участок реполяризации временно невосприимчив к деполяризации.

Некоторые клетки сами способны генерировать ПД в отсутствие внешнего источника возбуждения. Такие клетки называются **пейсмекерами.** Пейсмекерный механизм был открыт еще в 1955 г. на нейронах моллюсков. Затем проявление спонтанной активности было обнаружено у других животных. У млекопитающих таким примером могут служить *супрахиазматические ядра гипоталамуса*, осуществляющие регуляцию ритмических процессов, в том числе регуляцию «сон — бодрствование».

Пейсмекерной активностью обладают некоторые *атипичные кардиомиоциты* сердечной мышечной ткани. Функционирование именно этих клеток определяет сокращение всех отделов сердца в необходимой последовательности.

Недавно открытым пейсмекерам продолговатого и спинного мозга придают важное значение в координации движений (Николс Дж. [и др.], 2008). Пейсмекерный механизм в настоящее время интенсивно изучается. Возможно, он есть во всех нейронах, но может быть как активным, так и зарепрессированным.

Изменение мембранного потенциала в ходе генерации нервного импульса (ПД) можно представить схемой (рис. 7.4).

ПД является универсальным сигналом нервной системы для всех видов информации у всех животных. Но для всестороннего анализа эта информация должна быстро передаваться с одной клетки на другую. На этом и основан

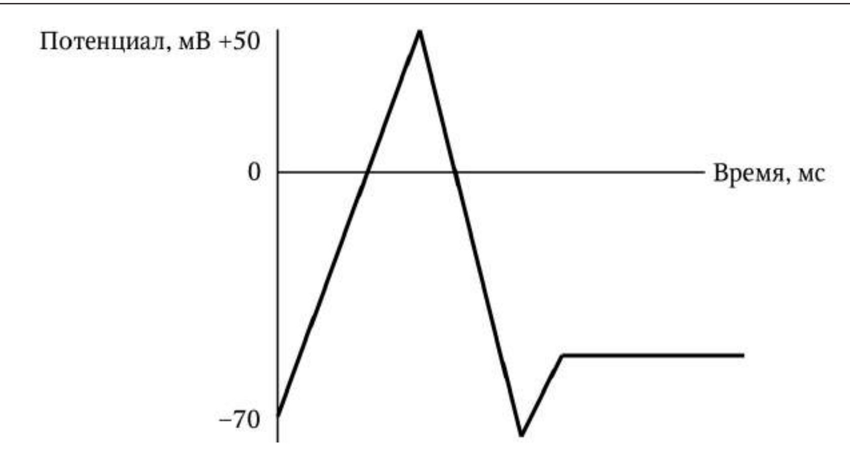


Рис. 7.4. Схема ПД. Указаны значения мембранного потенциала

механизм функциональной активности нервной ткани. Ключевую роль в реализации этой активности играют синапсы.

Синапс — это место контакта нейрона и другой клетки. Такой другой клеткой может быть второй нейрон, а также мышечная или железистая клетки. Термин «синапс» ввел в 1897 г. выдающийся английский нейрофизиолог Ч. Шеррингтон (1857—1952).

Подавляющее большинство синапсов в организме образовано контактами двух нейронов, что и определяет целостность нервной системы. Нейрон способен установить десятки тысяч контактов с другими нейронами, поэтому количество синапсов в нервной системе фантастически велико.

Выделяют два вида синапсов: электрический и химический.

Электрический синапс представлен щелевыми контактами двух клеток, которые включают межклеточные каналы — **коннексоны.** Они соединяют цитоплазмы этих клеток, что позволяет проходить локальным потенциалам и ПД непосредственно из клетки в клетку. Количество электрических синапсов в нервной системе человека и высших позвоночных невелико.

Химический синапс представляет собой контакт двух клеток с сохранением пространства между их мембранами (пресинаптической и постсинаптической), для прохождения которого необходим посредник. Пространство между мембранами называется синаптической щелью, а посредники, передающие информацию через синаптическую щель, составляют обширную группу нейромедиаторов.

Нейромедиаторы или **нейротрансмиттеры** осуществляют перенос информации между клетками в ответ на нервный импульс, воздействуя на рецепторы постсинаптической мембраны.

Однако чем больше мы узнаем природу синаптической передачи, тем более сложной она нам представляется. Все больше обнаруживается веществ, которые осуществляют регуляцию передачи сигнала, модифицируя действие нейромедиаторов. Такие нейромодуляторы, как их иногда называют, образуются не обязательно в синапсе, их действие не обязательно инициировано нервным импульсом, а их мишенью не обязательно являются рецепторы постсинаптической мембраны (Каменская М. А., 1999).

Обилие постоянно открываемых веществ-переносчиков информации указывало на необходимость создания их классификации с целью систематизации. Но все попытки ученых столкнулись со сложностью проведения границ между группами. Этот важный вопрос будет рассмотрен нами в специальном разделе.

Хотя электрические синапсы проще и «надежней», химический синапс позволяет осуществлять более тонкую регуляцию в передаче информации. Он является основным у высших животных, поэтому требует более подробного рассмотрения. Как считают нейрофизиологи, именно в этих синапсах хранятся главные тайны мозга и психики.

7.9. Физиология синапса

Структуру химического синапса можно изобразить следующим образом (рис. 7.5).

В пресинаптической мембране интенсивность стимула кодируется частотой нервного импульса, что отражается на интенсивности выделения медиатора в синаптическую щель. Медиатор хранится в пузырьках-везикулах, окруженных плазмолеммой, в булавовидном окончании аксона. В процессах формирования везикул участвует большой комплекс белков, что обусловливает многообразие их регуляции. Перемещение молекул медиатора в везикулы происходит в обмен на выход из них протонов, что осуществляется специальными H^+-АТФазами.

Когда нервный импульс доходит до конца аксона, он изменяет потенциал мембраны и открывает потенциал-зависимые Ca^{2+}-каналы. Ионы Ca^{2+} по градиенту проникают внутрь клетки, поскольку снаружи их больше. Возрастание концентрации Ca^{2+} в пресинаптическом окончании аксона является сигналом, запускающим движение синаптических пузырьков (везикул) с нейромедиатором к пресинаптической мембране с последующим выбросом медиатора в синаптическую щель. Выброс медиатора происходит путем экзоцитоза. Экзоцитоз возможен только в присутствии ионов Ca^{2+}, которые участвуют в работе многих других клеточных механизмов. Так, в некоторых нейронах Ca^{2+}, а не Na^+, является основным ионом, вызывающим ПД.

Большинство медиаторов относятся к группам аминов и аминокислот. Наиболее важные из них — *ацетилхолин, норадреналин, серотонин, дофамин, ГАМК (γ-аминомасляная кислота), глутаминовая кислота.*

Ацетилхолин является и возбуждающим, и тормозным медиатором. Он участвует в реализации таких важных функций, как память, обучение, регуляция движения, уровень бодрствования.

Норадреналин присутствует в основном в группировках нейронов среднего мозга. Эти обильно ветвящиеся нейроны способны изменять уровень активности нервной системы, что приводит к изменению поведения.

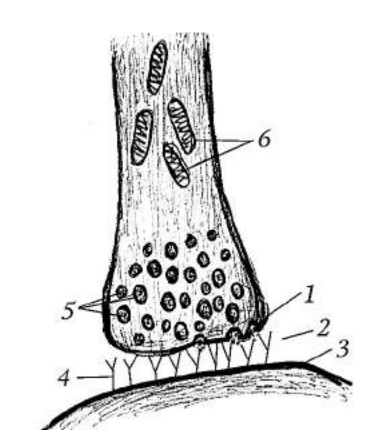


Рис. 7.5. Структура химического синапса:

1 — пресинаптическая мембрана; *2* — синаптическая щель; *3* — постсинаптическая мембрана; *4* — рецепторы; *5* — везикулы с медиатором; *6* — митохондрии

ГАМК является основным тормозным нейромедиатором в ЦНС. Она выявляется в 50 % всех нервных окончаний нейронов мозга (Каменская М. А., 1999). Вместе с *серотонином ГАМК* участвует в контроле цикла «сон — бодрствововование».

Глутаминовая кислота — главный возбуждающий медиатор мозга. С функцией глутаматергической системы тесно связаны процессы, определяющие все формы памяти. Это объясняется уникальными свойствами рецепторов *глутаминовой кислоты.*

Действие *серотонина* и *дофамина* мы рассмотрим позже.

Исследования последних лет показали, что в одном нейроне могут синтезироваться несколько разных медиаторов, а не один, как предполагали ранее. Также в нервных окончаниях одного нейрона могут сосуществовать разные нейропептиды (с ними мы познакомимся в следующей главе), которые участвуют в процессах регуляции. Практически все нейроны выделяют нейропептиды-модуляторы, играющие важную роль в интегративной деятельности нервной системы.

Основную роль в восприятии сигналов, передаваемых нервным импульсом, играют рецепторы постсинаптической мембраны. Это образования, которые с высокой специфичностью связывают нейромедиаторы и обеспечивают восприятие сигнала (Дамбинова С. А., 1999). Именно конкретные рецепторы определяют реакции клетки на поступающие сигналы. Одни и те же нейромедиаторы в разных синапсах могут взаимодействовать с разными рецепторами, причем иногда с прямо противоположным эффектом.

Как уже говорилось выше, рецепторы формируют структуру гликокаликса и состоят из белков и гликолипидов. Высокая скорость обновления нейрорецепторов является важнейшим фактором пластичности нервной ткани — уникального свойства, лежащего в основе явлений научения и памяти. Поэтому в нейронах хорошо развиты механизмы непрерывного синтеза компонентов рецепторов.

По механизму действия рецепторы делятся на два вида, весьма различающихся по своему функционированию.

Ионотропные рецепторы осуществляют прямую передачу. Они являются ионными лиганд-зависимыми каналами, которые активируются медиаторами, если медиатор окажется подходящим к рецептору, по принципу «ключ-замок». Открытие каналов изменяет ионный состав нейрона, в результате чего формируется постсинаптический потенциал (ПСП). Чем больше выделится медиатора, тем больше откроется каналов в постсинаптической мембране, а следовательно, больше будет постсинаптический потенциал.

Поскольку к нейрону подходят несколько тысяч нервных окончаний других нейронов, встает задача создания нужного выходного сигнала. Эта фундаментальная задача решается путем суммирования разных ПСП с помощью специальных потенциал-зависимых каналов аксонного холмика. Сигналы, приходящие от разных нейронов, могут быть как возбуждающие, так и тормозные, в зависимости от приближения или отдаления мембранного потенциала от порога для ПД. Так, два входных сигнала (одинаково увеличивающий и уменьшающий потенциал покоя) могут взаимно «нейтрализовать» друг друга. Суммирование ПСП выражается изменением частоты импульсов ПД. Чем выше показатель суммарного ПСП, тем выше частота импульсов выходного ПД.

Из ионотропных рецепторов весьма подробно изучены NMDA-рецепторы глутамата, которые локализованы, главным образом, в коре полушарий и гиппокампе. Они играют важную роль в формировании синаптической пластично-

сти, возможно, определяющей механизмы памяти и научения. Мы еще вернемся к каналам NMDA в последующем изложении.

Метаботропные рецепторы не являются ионными каналами и осуществляют непрямую передачу. Медиатор, присоединяясь к метаботропному рецептору, вызывает образование посредников, которые воздействуют на ионный канал через ряд промежуточных биохимических реакций.

Рецепторы непрямой передачи более разнообразны. Обычно в мембране они соединены при помощи жирных кислот с G-белками, которые играют ключевую роль в механизме непрямой передачи. О роли G-белков наглядно свидетельствует тяжесть многих заболеваний, связанных с нарушением их структуры. За открытие роли G-белков в передаче сигнала в клетке американским биохимикам М. Родбеллу (1925—1998) и А. Джилмену (р. 1941) была присуждена Нобелевская премия 1994 г.

G-белки состоят из трех субъединиц, которые кодируются разными генами. Каждая субъединица имеет много разновидностей, а их комбинации позволяют создавать более 100 клеточных G-белков. Активация рецепторов медиатором передается G-белкам, что выражается их взаимодействием с ГТФ (гуанинтрифосфорная кислота).

Активированные ГТФ G-белки могут непосредственно воздействовать на ионные каналы, вызывая их активацию или ингибирование. Но чаще их воздействие более опосредованно и связано с формированием каскадных путей. В каскадах принимают участие посредники — **вторичные мессенджеры,** осуществляющие передачу информации внутрь клетки. Типичный биохимический каскад можно представить следующей схемой: стимул → рецептор → G-белок → фермент мембраны → вторичный мессенджер → фермент цитоплазмы. Первичными мессенджерами считаются сами лиганды, взаимодействующие с рецептором (медиаторы или гормоны).

Вторичных мессенджеров довольно много, но наиболее важным из них, несомненно, является ц-АМФ. Роль ц-АМФ как вторичного мессенджера была показана американским биохимиком Э. Сазерлендом (1915—1974), лауреатом Нобелевской премии 1971 г.

Продуцируется ц-АМФ из АТФ под действием мембранного фермента *аденилатциклазы.* В свою очередь, ц-АМФ активирует фермент цитоплазмы *протеинкиназу,* которая фосфорилирует множество белков, изменяющих этим свою активность. Такими белками могут быть и белки ионных каналов.

Активация Ca^{2+}-связывающего белка *кальмодулина* аналогична активации *протеинкиназ* ц-АМФ, только в роли вторичного мессенджера выступают ионы Ca^{2+}.

Вторичные мессенджеры не только позволяют переводить внеклеточные сигналы во внутриклеточные, но и обеспечивают значительное усиление сигнала. С их помощью происходит чрезвычайно гибкое регулирование эффектов внешних сигналов. Возможно активное воздействие на фундаментальный процесс синтеза белков. Действие медиаторов, опосредованное непрямыми механизмами, может длиться от нескольких миллисекунд до нескольких лет (Николс Дж. [и др.], 2008).

Особый интерес для понимания механизмов памяти представляют **ретроградные мессенджеры,** осуществляющие обратный перенос информации — от постсинаптического к пресинаптическому нейрону. Одним из кандидатов на роль ретроградного мессенджера выступает окись азота (NO), легко проникаю-

щая через клеточную мембрану. Однако в последнее время рассматриваются и другие вещества, включая пептиды.

Одни и те же медиаторы могут участвовать и в прямой, и в непрямой передаче. В ряде синапсов непрямые механизмы осуществляют модуляцию прямой передачи.

Учитывая многообразный характер регуляции активности нейронов, можно понять разнообразие синаптических контактов между нейронами. Различают синапсы аксон-аксон, аксон-перикарион, аксон-дендрит, причем в последнем случае аксон обычно взаимодействует с выступом дендрита — «шипиком», плотно охватывая его.

При образовании нервно-мышечного соединения имеются свои особенности, хотя принципиальная схема синаптической передачи та же. Каждое мышечное волокно иннервируется веточкой аксона. Аксон не входит внутрь волокна, а лежит в канавке, образованной сарколеммой, формируя синапс. Синаптическая щель характеризуется складками сарколеммы, выступающими в саркоплазму. Основной медиатор нервно-мышечного соединения — *ацетилхолин*. Его выделение обусловлено поступлением Ca^{2+}. Открытие Ca^{2+}-каналов происходит под действием нервного импульса.

Ацетилхолин «открывает» лиганд-зависимые каналы сарколеммы, что приводит к распространению ПД по Т-каналам внутрь мышечного волокна. Мембраны Т-каналов взаимодействуют с мембранами саркоплазматического ретикулума, который, благодаря Ca^{2+}-насосу, постоянно запасает ионы Ca^{2+} (против градиента). ПД открываются каналы, по которым Ca^{2+} поступает в миофибриллы. В миофибриллах под воздействием Ca^{2+} происходят конформационные изменения белков актиновых нитей — *тропонина* и *тропомиозина*. Эти изменения и обусловливают взаимодействие актина и миозина, приводящее к мышечному сокращению. В этом процессе, который проходит значительно сложнее, чем в приведенной схеме, еще много неясного, как и в механизме воздействия медиатора на секреторную клетку желез.

Несмотря на ключевую роль рецепторов в синапсах, роль нейромедиаторов также важна. В нейрофизиологии и нейрохимии исследуется их влияние на поведение. Показано, что нейроны, содержащие тот или иной медиатор, распределены в нервной системе не случайно, а в виде организованных групп, в соответствии с физиологическими функциями, в осуществлении которых они участвуют (Каменская М. А., 1999).

В патогенезе большинства психических и нервных заболеваний показана ведущая роль процессов, связанных с нарушением функционирования нейромедиаторов. Вызванные ими заболевания (болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона, шизофрения, эпилепсия, депрессии, алкоголизм, наркомания, фобии и др.) демонстрируют радикальное изменение поведения у человека (Ещенко Н. Д., 2004).

7.10. Синаптические механизмы научения

В настоящее время наиболее детально изучены клеточные механизмы неассоциативного научения. Обе его формы обусловлены изменением количества медиатора, высвобождаемого пресинаптическим нейроном и контролируемого уровнем Ca^{2+}.

Используя в качестве модельной простую нервную систему морского брюхоногого моллюска *аплизии (Aplysia californica)*, американский нейрофизиолог Э. Кендал (р. 1929), лауреат Нобелевской премии 2000 г., описал синаптические механизмы научения (Кендал Э., Хокинс Р., 1992). Аплизия может достигать 30 см в длину и до 2 кг веса, но главное ее «достоинство» — это крупные немногочисленные нейроны, которые легко идентифицировать.

Привыкание характеризуется инактивацией Ca^{2+}-каналов, что уменьшает приток ионов Ca^{2+} и, соответственно, выброс медиатора. При сенситизации поступление Ca^{2+} в пресинаптический нейрон, наоборот, возрастает, что приводит к увеличению выброса медиатора.

Сенситизация исследована более подробно. Она связана с активацией модулирующего нейрона, образующего синапсы на пресинаптическом окончании. Модулирующий нейрон обычно выделяет медиатор *серотонин*, который связывается с метаботропными рецепторами, сопряженными с *аденилатциклазой*, что приводит к ее активации и запуску синтеза вторичного мессенджера ц-АМФ, активирующего *протеинкиназу*. Воздействуя на K^{+}-каналы, *протеинкиназа* удлиняет время функционирования потенциал-зависимых Ca^{2+}-каналов, что увеличивает поступление Ca^{2+}. Увеличение выброса медиатора усиливает возбуждающее действие мотонейрона (Кендал Э., Хокинс Р., 1992).

Нейрофизиологической основой ассоциативного научения служит конвергенция безусловного и условного сигналов. Согласно гипотезе канадского психолога Д. Хебба (1904—1985), в основе научения лежит повышение эффективности синапсов, что происходит при одновременной стимуляции пре- и постсинаптических нейронов (Hebb D., 1949). Такие структуры получили название «синапсов Хебба». При этом происходит специфическая активация существовавших ранее, но слабых синапсов, исходивших от условного раздражителя. Условный рефлекс — это скорее не новообразование, а усиление существующей структуры (Hebb D., 1949).

Что касается безусловных рефлексов, то главную роль в их формировании играют процессы роста и дифференциации нервной ткани. Некоторые такие процессы детально исследованы.

Следует учитывать, что при нормальной работе мозга синапсы нейронов активируются не отдельными ПД, а их потоками разной регулярности. Такая активность может изменить синаптическую передачу, что и определяет синаптическую пластичность.

В 1973 г. нейрофизиологи Т. Блисс и Т. Ломо описали особое явление в *гиппокампе* кроликов (Bliss T., Lomo T., 1973). После кратковременной «залповой» стимуляции наблюдалось длительное (много часов и даже дней) усиление активности нейронов. Это явление получило название **долговременной потенциации** (ДВП). Оно вызвало всеобщий интерес — ДВП стали рассматривать как один из основных механизмов повышения эффективности синаптической передачи в процессах научения и памяти.

К настоящему времени феномен ДВП обнаружен и в других отделах мозга, включая *неокортекс,* однако его механизм до сих пор не совсем понятен. Вероятно, существует несколько разных механизмов инициации.

Во всех случаях ключевую роль исследователи придают ионам Ca^{2+}. Основной путь поступления Ca^{2+} в нейронах *гиппокампа* — это глутаматные NMDA-каналы постсинаптической мембраны. Они совмещают в себе свойства потенциал- и лиганд-зависимых каналов: при потенциале покоя NMDA-каналы заблокиро-

ваны ионом Mg^{2+}, но при деполяризации блокировка снимается. Причиной деполяризации является прохождение ионов Na^{+} через AMPA-каналы. Это также глутаматные каналы, но не зависящие от потенциала. Обычно NMDA- и AMPA-каналы расположены рядом. Увеличение концентрации Ca^{2+} приводит к активации ряда биохимических путей.

Один из таких путей начинается с соединения Ca^{2+} с белком *кальмодулином,* что активирует Ca^{2+}-*кальмодулин-зависимую киназу*. Это может приводить к образованию дополнительных AMPA-каналов (Николс Дж. [и др.], 2008). Возрастание их числа позволяет увеличивать эффективность синаптической передачи.

Другим вариантом ДВП рассматривается активация метаботропных глутаматных рецепторов. В этом случае Ca^{2+} поступает не через NMDA-каналы, а из внутриклеточных депо (Николс Дж. [и др.], 2008). Увеличение активности синапса обусловлено усилением выброса *глутамата* пресинаптическим нейроном. Синхронность такого взаимодействия объясняют влиянием ретроградного мессенджера, передающего сигнал в пресинаптический нейрон и повышающего уровень выделения медиатора в нем. Наиболее вероятный кандидат на эту роль — NO. Его образование инициировано другим биохимическим каскадом, в котором происходит активация NO-синтетазы. Оксид азота диффундирует через клеточную мембрану постсинаптического нейрона и по системе вторичного мессенджера (ц-ГМФ) активирует Ca^{2+}-каналы пресинаптического нейрона, что увеличивает выброс медиатора. За открытие сигнальной роли оксида азота американским биохимикам Р. Фурчготту (р. 1916), Ф. Мюраду (р. 1936) и Л. Игнарро (р. 1941) была присуждена Нобелевская премия 1998 г.

Как можно было заметить, вопросов вокруг ДВП пока больше, чем ответов. С самого начала далеко не все нейрофизиологи разделяли оптимизм по поводу открытия этого явления, а некоторые рассматривали его как артефакт (Роуз С., 1995). И сейчас, несмотря на многолетнее изучение, говорить о взаимосвязи ДВП, научения и памяти пока рано.

При изучении механизмов научения было сделано интересное наблюдение. Когда организм приобретает новый опыт, требующий изменить поведение, обычно наблюдаются морфологические и биохимические изменения в определенных зонах мозга. Эти изменения проявляются в модификации структуры нейронов, синапсов, каскадами биохимических реакций, синтезом новых веществ. Показаны изменения числа и формы шипиков, увеличение количества синапсов. Аналогичный механизм регулирует экспрессию генов в ходе развития организма, что указывает на его универсальность. Во всех этих случаях процесс регуляции можно разделить на две стадии (Анохин К. В., 2003).

На первой стадии происходит активация «ранних генов», функционирующих в начале онтогенеза и не требующих для своей активации регуляторных белков. Их экспрессия запускается неклеточными факторами. В многочисленных сигнальных путях, приводящих к активации транскрипционных факторов «ранних генов», участвуют различные вещества. Важнейшим переносчиком сигнала среди них является ц-АМФ.

При научении происходит реэкспрессия «ранних генов» — реактивируются некоторые гены, участвующие в формировании нервной системы в ходе онтогенеза.

Эффективность синаптической передачи изменяется в процессе жизнедеятельности. Синаптическая пластичность во многом обусловлена изменениями концентрации ионов Ca^{2+}. Увеличение поступления Ca^{2+} внутрь клетки также

порождает сигналы для ядра нейрона, в котором начинают активироваться «ранние гены» (Роуз С., 1995).

На второй стадии регуляторные белки «ранних генов», перемещаясь в ядро, включают работу «поздних генов», для активации которых они необходимы. Развитие молекулярно-генетических методов стимулировало поиск генов мозга, изменяющих свою экспрессию при научении.

Отличием процессов научения от процессов развития являются факторы запуска цепочки. В онтогенетическом развитии ими служат стимулы химической природы (гормоны, факторы роста, нейромедиаторы), а при научении — сравнение поступающей информации с информацией, хранящейся в памяти. Решающее значение имеет именно новизна ситуации, запускающая каскад. Этот факт позволяет некоторым авторам рассматривать обучение как продолжение морфогенеза взрослого мозга (Анохин К. В., 2003). Столь интересный феномен еще не получил адекватной оценки в психологии.



ГЛАВА 8

НЕЙРОГУМОРАЛЬНАЯ СИСТЕМА РЕГУЛЯЦИИ

Порядок и последовательность важнее любых дарований, чтобы хорошо управлять.

О. Мирабо (1749—1791),
французский политический деятель

В ходе эволюции животных, по мере прогрессирующей дифференциации клеток и тканей, все более важную роль приобретают структуры, координирующие деятельность всех систем организма. Основную интегративную роль, во многом определяющую поведение, выполняет нервная система. Эндокринная система рассматривается второй интеграционной системой организма. Однако в настоящее время их все чаще объединяют в единую нейрогуморальную систему.

8.1. Принципы функционирования нервной системы

Нервная система включает в себя нервную ткань и вспомогательные элементы, которые являются производными всех других тканей. В основе функционирования нервной системы лежит рефлекторная деятельность. Понятие рефлекса сыграло важнейшую роль в становлении физиологии нервной системы, но представления о нем неоднократно менялись в истории науки, вызывая бурные споры.

Автором первой рефлекторной теории часто называют французского философа Р. Декарта (1596–1650). Термин «рефлекс» был предложен чешским физиологом И. Прохаской (1749–1820). В становлении современных представлений о рефлексе как основополагающем принципе функционирования нервной системы несомненная заслуга принадлежит выдающемуся английскому физиологу, лауреату Нобелевской премии 1932 г. Ч. Шеррингтону (1857–1952). Можно считать, что с его знаменитой работы 1906 г. «Интегративная деятельность нервной системы» и берет свое начало современная нейрофизиология.

В самом общем смысле **рефлекс** – это ответная реакция организма на раздражитель. Рефлекс проявляется через **рефлекторную дугу** – цепочку нейронов, по которой проходит нервный импульс. Число нейронов в цепочке может быть различным, но первый нейрон (афферентный или сенсорный) обычно идет от рецептора, а последний (эфферентный или мотонейрон) заканчивается на рабочем органе – мышце или железе. Между ними располагаются ассоциативные нейроны (интернейроны).

На основе работы рефлекторной дуги в пределах нервной системы обычно можно выделить три отдела, которые формируют свои самостоятельные функ-

циональные системы разного уровня сложности: сенсорные, ассоциативные и эффекторные.

Сенсорные системы воспринимают и анализируют поступающую информацию.

Ассоциативные системы объединяют информационные сигналы разных областей для программирования поведения.

Эффекторные системы осуществляют конкретный вид активности на основе полученной информации.

Среднее звено в эволюции возникает не сразу — первоначально нервная система состоит только из двух отделов: сенсорного и эффекторного (Савельев С. В., 2005). Этот вариант сохранился и сейчас у наиболее примитивных животных.

Целостная (интегративная) функция нервной системы обеспечивается совместной работой сенсорных, эффекторных и ассоциативных систем. Сигналы, идущие от разных источников (например, разных рецепторов), необходимо сравнивать, чтобы выбрать оптимальный образ действий. Удачным эволюционным решением для такого сравнения оказались параметры нервного импульса (частота, амплитуда, повторяемость).

Общей направленностью в эволюции нервной системы животных являются концентрация и специализация нейронов с целью все более совершенного реагирования на изменения внешней среды.

Концентрация нейронов выражается в появлении, вместо разбросанных по телу единичных нейронов, структур их локализации — ганглиев и мозга. В последующих эволюционных преобразованиях четко наблюдается возрастание роли единого центра в общей регуляции поведения. Наиболее ярко она проявилась в эволюционном процессе **цефализации** — возрастании роли головного мозга у позвоночных.

Специализация получила свое выражение в образовании функционально отличных групп нейронов. На первом этапе эволюции нервной системы предшественники нейронов обладали как сенсорными, так и эффекторными функциями. С усложнением поведения организмов нейроны все более специализировались. Группы взаимосвязанных нейронов стали формировать **нервные сети.** Если у низших беспозвоночных вся нервная система представляет собой одну нервную сеть, то у человека только в головном мозге можно выделить около 1 млн нервных сетей, каждая из которых включает в себя 10—50 тыс. нейронов, связанных между собой многочисленными синапсами (Хамори Й., 1985). В структуре нервных сетей мы наблюдаем явления многослойности и многоканальности.

Многослойность — наличие нескольких структурных слоев нейронов. Первый слой обычно связан с рецепторами, последний — с мотонейронами.

Многоканальность — наличие параллельных каналов обработки информации. Нейрофизиологической основой многоканальности служат явления конвергенции и дивергенции.

Конвергенция — объединение группы нейронов путем образования ими синапсов на одном нейроне. В этом случае происходит схождение нескольких афферентных импульсов в единый эфферентный канал.

Дивергенция — образование одним нейроном синапсов на нескольких нейронах.

Эти термины дублируют понятия из области теории эволюции, что создает определенные неудобства.

Разное количество взаимодействующих нейронов в соседних слоях многослойной структуры формирует знаменитую «воронку Шеррингтона», которая заставляет по-новому посмотреть на упрощенную схему рефлекторной дуги.

Пусковым фактором поведенческого акта является не один, а множество стимулов, взаимодействующих друг с другом, поэтому афферентная часть дуги всегда полиафферентная. Центральный отдел рефлекторной дуги представлен не конкретной областью, а взаимодействием многих мозговых структур. Их временное образование российский физиолог, академик А. А. Ухтомский (1875—1942) назвал **констелляцией.** Этот термин получил широкое распространение в нейрофизиологии. И ответная реакция организма тоже является полиэффекторной, с формированием единой рабочей структуры. Такая реакция определяется не столько параметрами стимула, сколько активностью мозговых структур.

«Горизонтальная» переработка сенсорной информации происходит в одном нейронном слое и имеет в основном тормозной характер. Каждый возбужденный нейрон активирует тормозной интернейрон, который, в свою очередь, тормозит как сам возбужденный нейрон, так и соседний по слою. Такой феномен, за счет которого обеспечивается избирательный характер реагирования нейрона, называется **латеральным торможением.**

Параллелизм обработки информации особенно важен для высокоорганизованных животных. Так, кора мозга млекопитающих представляет собой «мозаику активности» (Смит К., 2005), но как такая «мозаика» формирует целостный образ, до сих пор неизвестно.

В 1922 г. А. А. Ухтомский после многолетних размышлений выдвинул принцип доминанты. Согласно А. А. Ухтомскому, **доминанта** — это констелляция, определяющая в данный момент направленность поведения. Разработка учения о доминанте явилась важной вехой в истории нейрофизиологии, стала одним из истоков системного подхода к изучению поведения и психики. В настоящее время понятие доминанты используется скорее как метафора, выражающая реализацию доминирующей мотивации.

Это же можно сказать о понятиях «рефлекс» и «рефлекторная дуга», которые остаются просто удобными философскими обобщениями. Еще в 1923 г. А. А. Ухтомский сказал: «*Рефлекс — это, скорее, порядок, в котором совершается поведенческий акт, а не характер его содержания*». Аналогичную мысль высказывал Ч. Шеррингтон: «*Рефлекс — это выгодная фикция*». Даже простой поведенческий акт есть результат интегративной работы разных структур, поэтому современная нейрофизиология отказывается от строгой локализации функций в нервной системе. Общим итогом современных представлений о рефлексе может служить тезис, высказанный в учебнике А. С. Батуева (2005): «*Рефлекс — это не единица поведения, а принцип реагирования*».

8.2. Эволюция нервной системы

Совершенствование нервной системы — одно из главных направлений эволюции животного мира. Это направление содержит огромное количество загадок для науки. Не совсем ясен даже вопрос происхождения нервных клеток, хотя принцип их функционирования удивительно сходен у представителей

самых разных таксономических групп. Филогенетические преобразования нервной системы часто не укладываются в рамки традиционных представлений.

Наиболее простой вариант нервной системы (по диффузному типу) наблюдается у кишечнополостных (тип ***Cnidaria***). Их нервные клетки относительно равномерно распределены в мезоглее. Однако даже у этих животных у подвижных форм наблюдается концентрация нервных клеток.

Более упорядоченную нервную систему мы встречаем в типе плоских червей (тип ***Plathelminthes***). Нейроны переднего конца их тела концентрируются в головной ганглий, от которого отходят два или четыре нервных ствола. Но, возможно, самый древний тип нервной системы двусторонне-симметричных животных сохранился у нематод (тип ***Nematoda***). У них не нервные, а мышечные клетки формируют отростки для нервно-мышечного соединения. Сама нервная система нематод представлена четырьмя стволами, соединенными окологлоточным нервным кольцом.

Более сложную структуру нервной системы имеют кольчатые черви (тип ***Annelida***) с брюшной нервной цепочкой из ганглиев. Окологлоточное нервное кольцо включает в себя самый крупный головной ганглий. Этот вариант нервной системы оказался столь удачным, что сохранился у всех вышестоящих групп беспозвоночных.

Членистоногие (тип ***Arthropoda***) и моллюски (тип ***Mollusca***) являются самыми многочисленными типами животного царства, что показывает успех их эволюции. У них наблюдается прогрессирующая концентрация нейронов в головном отделе, параллельно с усложняющимся поведением. Ганглии, как правило, соединены или сливаются. Нервные пути, соединяющие разные отделы нервной системы, в нейрофизиологии называются **комиссурами.**

У представителей насекомых (класс ***Insecta***) из членистоногих и головоногих (класс ***Cephalopoda***) из моллюсков нервная система и поведение достигают исключительной сложности и представляют собой вершину организации в мире беспозвоночных. У насекомых в головном ганглии выделяют *грибовидные тела* — функциональные аналоги ассоциативных структур мозга позвоночных. Такую же роль выполняют *центральные ганглии* головоногих, причем их относительный размер весьма велик. Недаром крупных головоногих моллюсков называют «приматами моря».

У этих же представителей наиболее четко можно наблюдать реализацию двух стратегий поведения в эволюции беспозвоночных — ригидности и пластичности.

Ригидность представляет собой эволюционную направленность к генетически жестко программируемым действиям. Она нашла свое наиболее законченное выражение в поведении насекомых. Несмотря на всю сложность поведения, их миниатюрная нервная система имеет готовый набор программ. Так, количество нейронов у пчелы *(Apis melifera)* всего 950 000, что составляет ничтожную долю от их количества у человека (рис. 8.1). Но это количество позволяет ей осуществлять сложнейшие модели поведения практически без обучения. Большое число исследований посвящено изучению механизмов навигации у насекомых (в том числе *пчел*), их уникальной способности находить нужный путь. Эта способность базируется на использовании поляризационного света как компаса, что позволяет зрительная система насекомых.

Некоторые авторы рассматривали насекомых как четкие «машины» (Мак-Фарленд Д., 1988). Однако в этологических экспериментах последних лет

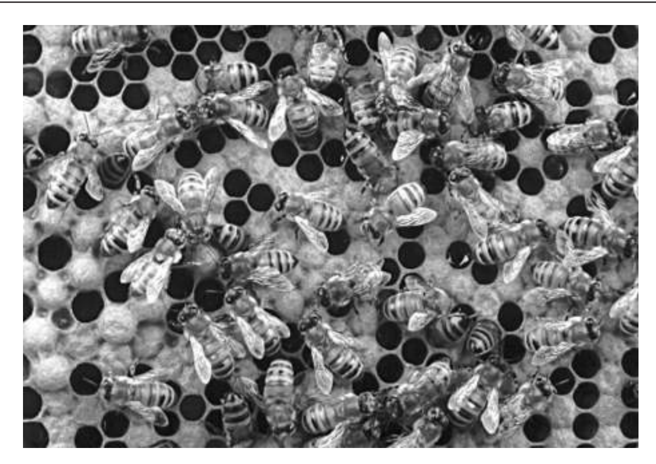


Рис. 8.1. Пчелы. Можно ли их считать «живыми машинами»?

были продемонстрированы способности *пчел* к самым разнообразным формам научения. Даже крошечная мушка *дрозофила* (ее головной ганглий содержит в 50 раз меньше нейронов, чем у пчелы) способна к научению.

Пластичность подразумевает возможность коррекции генетически детерминированного поведения. Из беспозвоночных эта способность наиболее четко наблюдается у представителей головоногих моллюсков. Так, *осьминог* (*Octopus dofleini*) способен к весьма сложным формам научения (рис. 8.2). Концентрация нейронов *осьминога* формирует самый крупный и сложный ганглий беспозвоночных (Wells M., 1966). Наиболее важную роль в нем выполняют зрительные доли.

Поскольку в направлении пластичности шла эволюция нервной системы позвоночных, особенно млекопитающих, то этот вариант обычно преподносится как более прогрессивный. Однако в природе все за счет чего-то — любое достоинство одновременно является слабостью. Нервная система насекомых позволяет хранить огромное количество поведенческих программ в крошечном объеме нервных ганглиев с эффективной системой гормональной регуляции. Дейст-



Рис. 8.2. Осьминог способен к весьма сложным формам научения

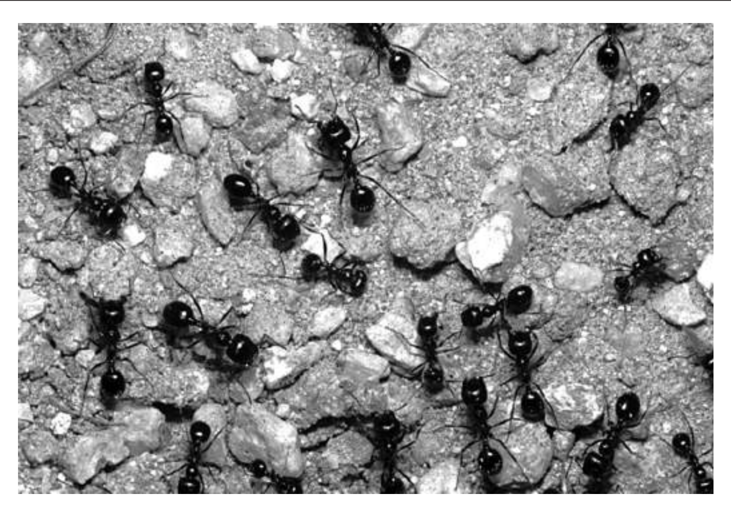


Рис. 8.3. Обладают ли муравьи когнитивными способностями?

вительно, за компактность и экономичность своей нервной системы они заплатили отсутствием индивидуальности. «Зарегламентированность» мешает даже высокоорганизованным насекомым эффективно корректировать свое поведение. Но и «сверхпластичный» мозг человека оказался таким эволюционным приобретением, за которое ему пришлось заплатить слишком высокую цену. Об этом мы узнаем в последующих главах.

Следует помнить, что ни одна структура не хранит столько тайн, как нервная система. Подчеркнем, что сложность поведения нельзя напрямую связывать со строением нервной системы. У представителей с самой «примитивной» нервной системой иногда можно наблюдать исключительно сложное поведение. В некоторых исследованиях перепончатокрылые, особенно *муравьи* (рис. 8.3), показали феноменальные интеллектуальные способности (Резникова Ж. И., 2005). На чем они базируются — пока остается загадкой. И наоборот, жесткость генетических рамок в поведении оказалась значительно выше, чем предполагалось ранее, даже у самых «пластичных» видов, в том числе и у человека.

Понятия ригидности и пластичности следует рассматривать лишь как полюса единого континуума, аналогичного континууму генетической детерминации поведения. Причем у одного вида разные аспекты поведения могут характеризоваться разной степенью пластичности.

В заключение этого раздела мне хотелось бы коснуться вопроса терминологии. Многие авторы называют головным мозгом головные ганглии насекомых, головоногих, высших ракообразных. Более того, термин «головной мозг» иногда употребляется и в отношении головных ганглиев других беспозвоночных. Хотелось бы выразить несогласие с таким подходом. Но не потому, что беспозвоночные «не достойны» столь «высокого титула» для своих нервных центров. Высшие беспозвоночные демонстрируют не менее совершенное поведение, чем многие позвоночные. Мы уже отметили, что не стоит однозначно решать вопрос прогрессивности. Я предлагаю оставить термин «мозг» только для позвоночных, исходя исключительно из структурных принципов организации нервной системы как производной нервной трубки.

8.3. Основные тенденции эволюции нервной системы позвоночных

Позвоночные обычно рассматриваются как подтип *Vertebrata* в типе хордовых (*Chordata*). Они представлены бесчелюстными, рыбами, амфибиями, рептилиями, птицами и млекопитающими. В систематике позвоночных много спорных вопросов, начиная с проблемы их происхождения и непосредственных предков.

Рыбы уже давно рассматриваются как совокупность нескольких классов, имеющих сходный облик благодаря конвергенции. Правда, единодушия по числу и составу классов среди специалистов-ихтиологов нет. В настоящее время многие систематики указывают на полифилическое происхождение амфибий и рептилий, также выделяя среди них ряд самостоятельных классов.

Эволюции нервной системы позвоночных посвящено огромное число исследований. Сформировавшаяся у водных предков позвоночных нервная система оказалась столь удачна, что ее структурная организация сохранилась практически без изменений у всех наземных групп. Однако происхождение самой трубчатой нервной системы — также одна из самых больших загадок эволюции. Рассмотрение всех гипотез потребовало бы специального раздела. Возможно, нервная система позвоночных возникла из ганглиев беспозвоночных (Савельев С. В., 2005). Однако многие авторы считают, что между ганглиями, брюшной нервной цепочкой и мозгом нет гомологии, что нервная система позвоночных имеет свой независимый источник развития (Заварзин А. А., 1985).

В онтогенезе всех позвоночных нервная система закладывается как нервная пластинка эктодермы, которая в результате морфогенеза преобразуется в полую трубку и нервный гребень. Полости нервной трубки, в виде спинномозгового канала и желудочков головного мозга, сохраняются на протяжении всей жизни животного.

Анатомически в нервной системе позвоночных выделяют центральную нервную систему и периферическую нервную систему.

Центральная нервная система (ЦНС) — это место концентрации тел нейронов. У позвоночных эта область представлена головным и спинным мозгом. Поскольку мозг окружен костным скелетом, ЦНС позвоночных имеет довольно четкие границы.

Спинной мозг большинства позвоночных имеет однотипную структуру, относительно мало видоизменяясь по сравнению с нервной трубкой раннего зародыша. Тела нейронов формируют серое вещество вокруг спинномозгового канала. Через серое вещество проходят рефлекторные дуги соматической и вегетативной нервной системы. Соматическая нервная система реагирует на сигналы, исходящие от рецепторов кожи, мышц, связок, сухожилий, обслуживая скелетную мускулатуру. Вегетативная нервная система обслуживает внутренние органы. Тела афферентных нейронов обеих систем находятся в спинальных ганглиях, мотонейроны вегетативной нервной системы — в вегетативных ганглиях, вставочные нейроны и мотонейроны соматической системы — в сером веществе.

Головной мозг всех позвоночных в онтогенезе закладывается в виде расширения переднего конца нервной трубки. Следующим этапом является стадия трех мозговых пузырей: переднего, среднего, заднего. Их появление в эволюции связано с тремя главными органами чувств: обонянием, зрением и слухом.

Затем формируются пять отделов: передний, промежуточный, средний мозг, мозжечок, продолговатый мозг, а у млекопитающих еще один отдел — мост. Тела нейронов (серое вещество) в головном мозге сконцентрированы в особых образованиях — **ядрах**. Кроме того, в переднем мозге и мозжечке серое вещество образует сплошной слой на поверхности этих отделов — **кору.**

Реализация большинства рефлексов контролируется головным мозгом, с которым спинной мозг соединен восходящими и нисходящими путями. Они образованы отростками нейронов, соединяющими различные нервные центры.

Структурно-функциональная организация головного мозга отдельно будет рассмотрена в следующей главе.

Периферическая нервная система представляет собой всю остальную нервную систему вне ЦНС. Она включает в себя ганглии, нервы, нервные сплетения и сенсорные рецепторы.

Ганглии представляют собой скопление тел нейронов вне ЦНС.

Нервы — это отростки нейронов, окруженные оболочкой из плотной соединительной ткани, богатой *коллагеновыми волокнами*. В крупных нервах, содержащих большое количество нервных волокон, формируется несколько порядков таких оболочек, а также густая сеть кровеносных сосудов.

Нервные сплетения — соединение ветвей соседних нервов в единую сеть. Сплетения представляют собой совокупность нервных волокон, иннервирующих кожный покров, мускулатуру, внутренние органы. Возможно, появление сплетений в эволюции связано с утратой исходной сегментации и возникновением конечностей.

Сенсорные рецепторы — клетки, специализированные на восприятии внешних стимулов разной модальности. Рецепторы могут быть окружены сложной системой вспомогательных структур, образуя **органы чувств.** Следует заметить, что сенсорный рецептор не обязательно представлен нейроном.

При сравнительно-анатомическом анализе эволюции нервной системы позвоночных четко наблюдается тенденция цефализации — прогрессирующего возрастания относительных размеров и функциональной роли головного мозга. Чем выше уровень организации организма, тем обычно сложнее устроен его головной мозг и меньше автономии остается у спинного мозга. Эта тенденция, в свою очередь, в большой степени определяла ключевые моменты общей эволюции позвоночных.

«Судьбоносным» событием в истории жизни на Земле был выход позвоночных на сушу. Это событие покрыто глубокой тайной. Многочисленные модели такого выхода грешат «неувязками», что постоянно толкает авторов к разработкам новых моделей. В целом, выход на сушу не потребовал существенной перестройки нервной системы первичноводных предковых организмов. Нервная система амфибий — первых «покорителей» суши, имеет много общего с нервной системой рыб. Но есть и важные особенности. Образование парных конечностей, выполняющих основную роль при движении, приводит к появлению *плечевого* и *пояснично-крестцового* сплетений, объединяющих нервы спинного мозга. Амфибии имеют хорошее зрение и способны различать цвета. Они более способны к индивидуальному научению, хотя уступают рыбам в разнообразии движений.

Другим «эпохальным» событием в истории жизни на Земле было возникновение амниот, к которым относятся все наземные классы позвоночных, кроме амфибий. Внутреннее оплодотворение и формирование амниотических оболо-



Рис. 8.4. Рептилии долгое время были господствующим классом на Земле

чек зародыша сделали развитие амниот независимым от воды, что открыло им неограниченные возможности для покорения суши. На долгое время господствующим классом на Земле становятся представители амниот — рептилии (рис. 8.4). Вероятно, первые рептилии были живородящими, а яйцекладущие формы возникают вторично (Савельев С. В., 2005). В настоящее время большинство эволюционистов предполагают полифилическое происхождение групп прежнего класса рептилий от различных амфибий. В первую очередь это относится к черепахам, имеющим наиболее древнее происхождение и выделяемым сейчас в отдельный класс ***Anapsida*** от остальных «настоящих» рептилий (класс ***Diapsida***).

Современные рептилии представляют собой жалкие остатки по сравнению с обилием вымерших форм, среди которых наиболее широко известны разнообразные динозавры. Им посвящена обширная научная и научно-популярная литература, поскольку жизнь и загадочное исчезновение динозавров всегда вызывали повышенный интерес. Невероятное разнообразие и распространение рептилий в мезозойскую эру в наземной, водной и воздушной среде не в последнюю очередь определялись структурно-функциональной организацией их мозга. Перестройка полового поведения и забота о потомстве повлекли за собой развитие новых мозговых центров и формирование коры. Широкая дивергенция заставляет некоторых авторов предполагать наличие в эволюции динозавров направления на развитие когнитивных способностей. Существует даже (пусть несколько фантастическая) версия возможного развития мыслительных способностей у динозавров при другом ходе эволюционных событий (рис. 8.5).



Рис. 8.5. Гипотетическая версия «мыслящего» динозавра

У гигантских травоядных динозавров, наоборот, в противовес тенденции цефализации, спинной мозг значительно превосходил головной. Но спинной мозг — это скорее исполнительный орган. Программирование поведения на основе анализа

сенсорной информации осуществляется головным мозгом. В случае с гигантскими динозаврами мы, возможно, сталкиваемся с очередным эволюционным тупиком.

В эволюции мозга амниоты формируют две независимые филогенетические линии: стриарную, представленную птицами, и кортикальную, представленную млекопитающими. В этих направлениях доминирующую роль приобретают разные структуры переднего мозга: в первом случае — базальные ядра, во втором — кора.

Вероятно, млекопитающие возникли раньше, чем птицы. Их предками считают зверозубых (отр. ***Cynodontia***) из вымершего класса ***Synapsida***, которых раньше объединяли с рептилиями, но сейчас предполагают независимое происхождение этих групп от разных амфибий. Таким образом, линии, ведущие к птицам и к млекопитающим, разошлись очень давно (возможно, около 300 млн лет назад).

Происхождение птиц более неопределенно, однако не подлежит сомнению их родство с рептилиями подкласса архозавров (подкласс ***Archosauria***), к которым относятся все динозавры и современные крокодилы. Также не вызывает сомнения, что разные группы рептилий неоднократно пытались освоить воздушное пространство. Примером одной из таких попыток может служить легендарный *археоптерикс (Archaeopteryx)*, первоначально безоговорочно «записанный» в предки птиц.

Млекопитающих (класс ***Mammalia***) обычно рассматривают как носителей наиболее сложного поведения. Из органов чувств, на начальном этапе их эволюции, особую роль играло обоняние, а зрительная система, наоборот, утратила свое значение, поэтому многие млекопитающие лишены цветового зрения. В наибольшей степени на исходный тип похож мозг насекомоядных (которых сейчас не рассматривают как единый отряд).

Мозг птиц (класс ***Aves***) по своей функциональной организации принципиально отличается от мозга млекопитающих. Первостепенную роль у птиц приобретает *гиперстриатум,* а не кора (Ромер А., Парсонс Т., 1992). Однако в этом направлении эволюция также достигла крупных успехов, что демонстрируют своими способностями к научению и даже рассудочной деятельности большие попугаи и врановые. К особенностям мозга птиц и млекопитающих мы еще вернемся в следующей главе.

Анализ достаточного количества видов разных систематических групп позвоночных показывает ошибочность популярных взглядов на эволюцию их мозга как на линейный процесс (Jerison H., 1973). На филогенетическом древе мы видим типичную и для других признаков неравномерность.

Даже рыбы исходно помещались в категорию «наиболее примитивных» скорее по традиции. Человек не удосужился досконально изучить их поведение, а если и изучал, то подходил с уже готовым мифом о примитивных существах, от которых нечего ждать интересных фактов (Резникова Ж. И., 2005). Однако исследования показали, что поведение рыб далеко не так просто, как казалось. Среди рыб также есть свои «интеллектуалы». С другой стороны, в эволюции млекопитающих обращает на себя внимание обилие неудачных эволюционных экспериментов, что часто приводило к быстрому вымиранию многочисленных форм.

Среди млекопитающих особенно сложно провести четкую взаимосвязь между филогенией, строением мозга и поведением. Так, представители подклассов яйцекладущих и сумчатых млекопитающих, несмотря на древность происхождения, имеют нервную систему, где сочетаются архаичные и весьма прогрессив-



Рис. 8.6. Ехидна

ные черты. Обе группы характеризуются отсутствием мозолистого тела, соединяющего левое и правое полушария, но, вместе с тем, мозг *ехидны* (*Tachyglossus aculeatus*) имеет развитую систему борозд (рис. 8.6). Такое развитие явилось следствием эволюционных преобразований в направлении специализации.

Современные многочисленные отряды плацентарных млекопитающих характеризуются широкой дивергенцией (Курчанов Н. А., 2007). Диапазон сложности их поведения огромен: некоторые из них не превосходят рептилий, а некоторые — подлинные «интеллектуалы».

Нельзя забывать также нашу природную склонность искать целесообразность там, где ее нет. В ходе эволюции нередко наблюдается закрепление варианта приемлемого, но далеко не лучшего. Примерами могут служить способ иннервации сердца и «перевернутость» сетчатки у позвоночных, аккомодация хрусталика у млекопитающих. Причем в последнем случае наблюдается «потеря» найденного эволюцией ранее более удачного варианта рептилий и птиц (Смит К., 2005). Следует добавить, что скорость, прочность и «точность» простых условных рефлексов у позвоночных, как было замечено в нейрофизиологических исследованиях, практически не зависят от сложности строения мозга (Зорина З. А., Полетаева И. И., 2003).

Ряд авторов обращают внимание на трудности сравнительного анализа взаимосвязи структуры и функции разных отделов головного мозга разных таксономических групп (Hodos W., 1982). Вместе с тем, другие авторы считают, что эволюция нервной системы позвоночных проходила под действием стабилизирующего отбора, поэтому ее базовые принципы практически не подвергались преобразованиям (Андреева Н. Г., Обухов Д. К., 1999).

Что касается вопроса связи с мозгом «высших» психических функций, то еще раз напомним, что эволюция часто «проигрывает одинаковые сценарии» в разных систематических группах. Примеры эволюционного параллелизма должны служить предостережением против антропоцентристского подхода в науке. Хотя, несомненно, головной мозг человека достиг наивысшей степени сложности. Но можно ли однозначно оценивать этот факт? К этому вопросу мы вернемся в последних главах.

Эволюция не оставила нервную систему единственной регуляторной системой организма. Аналогичную роль выполняет эндокринная система. До сих пор не решен вопрос, какая из этих систем возникла первой.

8.4. Эндокринная система

Интенсивное изучение биологически активных веществ, определяющих функции целого организма, начинается в самом конце XIX в. Для обозначения этих веществ английскими физиологами У. Бейлиссом (1860—1924) и Э. Старлингом (1866—1927) в 1904 г. был предложен термин «гормоны», который и закрепился в науке.

Гормоны — это биологически активные вещества дистантного действия, синтезируемые специализированными клетками организма, которые выделяются в кровь и изменяют функции клеток-мишеней. Железы, выделяющие гормоны, по предложению выдающегося французского физиолога К. Бернара (1813—1878) получили название эндокринных, что и определило название самой науки — эндокринология. В настоящее время она приобретает все большее общетеоретическое значение в биологии.

По химическому составу гормоны представляют собой производные аминокислот и стероиды. Механизм их действия сложен и многообразен, но, в первую очередь, он предполагает регуляторное воздействие на экспрессию генов клеток-мишеней.

Как и все бурно развивающиеся науки, эндокринология подверглась центробежным тенденциям. Одним из ее направлений является психоэндокринология — наука о влиянии гормонов на поведение человека. Практически нет гормонов, которые прямо или косвенно не влияли бы на поведение. От гормонального фона во многом зависит реализация инстинктивного поведения, запуск определенных ФКД. Гормоны вносят важный вклад в формирование мотивации, а иногда и определяют ее.

У беспозвоночных роль гормональной регуляции в поведении более значительна, чем у позвоночных. У высших беспозвоночных позади головного ганглия формируется специальный *нейрогемальный орган*. При активации нейронов ганглия их поведение переходит под контроль гормонов *нейрогемального органа* и становится более генерализованным и предсказуемым. Биохимия и физиология эндокринных систем разных систематических групп животных подробно изложены в специальных руководствах. Мы в последующем изложении кратко остановимся на эндокринной системе позвоночных, в основном млекопитающих.

Первоначально считали, что эндокринной функцией обладают только несколько желез внутренней секреции, которые явились объектом «классической» эндокринологии.

Щитовидная железа у всех позвоночных возникает как выпячивание стенки глотки. Разные клетки железы выделяют разные гормоны, основной из которых — *тироксин*, содержащий йод. Он участвует в регуляции тканевого обмена, воздействуя на митохондрии, в процессах роста и дифференцировки тканей. Весьма наглядно влияние *тироксина* на поведение. Гипо- и гиперфункция щитовидной железы у человека характеризуются выраженными клиническими проявлениями в виде микседемы и базедовой болезни.

Паращитовидные железы расположены рядом со щитовидной железой. Они участвуют в процессах регуляции уровня кальция и фосфора в крови. Поскольку ионы кальция играют ключевую роль в процессах проведения нервного импульса, мышечного сокращения, свертываемости крови, то удаление паращитовидных желез несовместимо с жизнью. Основной гормон — *паратгормон,* белковой природы.

Поджелудочная железа содержит клетки, обладающие гормональной функцией (островки Лангерганса). Выделяемые ими гормоны регулируют уровень глюкозы в крови: α-клетки выделяют *глюкагон*, а β-клетки — *инсулин*. Эти гормоны обладают взаимно антагонистическим действием. Мало какому веществу в истории науки уделялось столько внимания, как *инсулину*, поскольку его гипофункция связана с заболеванием сахарным диабетом. *Инсулин* стал первым белком, у которого была расшифрована первичная структура (1953 г.). Однако, несмотря на все усилия и горы литературы, механизм сахарного диабета до сих пор до конца не раскрыт.

Надпочечники представляют собой анатомическое образование, состоящее из двух желез, независимого происхождения в эмбриогенезе.

Корковое вещество происходит из мезодермального зачатка, который дает также гонады и почки. В нем синтезируется более двадцати стероидных гормонов, которые получили общее название *кортикостероидов*. Они регулируют различные метаболические процессы, в том числе водно-солевой обмен. Имеются среди кортикостероидов и половые гормоны.

Мозговое вещество является производным нервной ткани, хотя его клетки и не похожи на нейроны. Гормоны мозгового вещества — *адреналин* и *норадреналин,* одновременно служат медиаторами симпатической нервной системы, с которой мозговое вещество составляет единую функциональную систему. Действие *адреналина* как гормона выражено значительно сильнее, чем *норадреналина.* В массовом сознании он известен как «гормон стресса». *Адреналин* был первым гормоном, полученным в чистом виде (1901 г.).

Вероятно, мозговой отдел надпочечников эволюционно возник для ускорения подготовки организма к ответу на стрессовые факторы, параллельно с активацией симпатической нервной системы.

Половые железы (семенники и яичники) выделяют гормоны, которые оказывают особо выраженное влияние на состояние организма. Именно они во многом определяют процессы формирования пола и репродукции, направляют развитие вторичных половых признаков, являются основными регуляторами полового поведения.

Все половые гормоны — стероиды. В отличие от других гормонов, стероидные гормоны (а также *тироксин*) легко проникают в клетку. Их рецепторы локализованы в цитоплазме, а не встроены в плазматическую мембрану. Комплекс рецептор-стероид переносится в ядро, где выполняет функцию транскрипционного фактора, регулируя этим синтез специфических белков. Каждый стероидный гормон узнается особым рецепторным белком. В хроматине комплекс рецептор-гормон доступен только для «нужных» генов.

Поскольку половые железы и кора надпочечников происходят из одного эмбрионального зачатка, большинство половых гормонов присутствуют в обеих структурах — отличается только их процентное содержание. У самцов и самок надпочечниками синтезируются в незначительных количествах гормоны противоположного пола. Нарушения секреции половых гормонов корковой зоной надпочечников у человека проявляются различными вариантами *адреногенитального синдрома* — основной причины женского (XX) гермафродитизма.

Как и в случае реакции на нейромедиатор, реакции на гормоны в наибольшей степени зависят от природы рецептора. Причем одинаковые рецепторы могут активировать разные гены в разных типах клеток. Этот факт наглядно демонстрирует синдром тестикулярной феминизации. У многих млекопитающих,

включая человека, встречается дефект гена рецептора мужского полового гормона *тестостерона*. Это приводит к тому, что самцы, несмотря на мужской генотип и гормональный статус, имеют женский фенотип.

Гипофиз и эпифиз относят к центральным железам эндокринной системы из-за их мозговой локализации и регулирующего влияния на другие железы.

Гипофиз является придатком мозга и состоит из двух половин различного происхождения и функционирования.

Аденогипофиз (передняя доля) происходит из эпителиальных клеток и представляет собой типичную железу. Он выделяет гормоны, контролирующие деятельность других эндокринных желез: *адренокортикотропный гормон (АКТГ)* контролирует работу корковой зоны надпочечников, *соматотропный гормон (СТГ)* контролирует процессы роста, *тиреотропный гормон (ТТГ)* контролирует деятельность щитовидной железы, *меланоцитостимулирующий гормон (МСГ)* регулирует пигментацию, *фолликулостимулирующий (ФСГ), лютеинизирующий (ЛГ) гормоны* и *пролактин* контролируют процессы репродукции. Безусловно, функционирование гормонов аденогипофиза не столь однозначно, как в приведенной схеме, а подчиняется сложной системе взаимосвязей.

Нейрогипофиз (задняя доля) происходит из нервной ткани. Он не имеет секреторных клеток, а его гормоны вырабатываются в гипоталамусе. Два основных гормона представлены небольшими пептидами: *вазопрессин* участвует в регуляции водно-солевого обмена, а *окситоцин* стимулирует сокращение гладкой мускулатуры матки (при родах) и альвеол молочной железы (при лактации).

Эпифиз обусловливает ритмику различных физиологических процессов: репродуктивных, сезонных, связанных с чередованием дня и ночи. Основной гормон эпифиза — *мелатонин*. Секреция *мелатонина* возрастает при уменьшении освещенности и падает при ее увеличении. Суточные и сезонные колебания секреции *мелатонина* вызывают часто наблюдаемые перепады настроения. В эпифизе обнаружены другие разнообразные гормоны, причем некоторые из них оказались аналогичны гормонам задней доли гипофиза.

К эндокринной системе в настоящее время относят **тимус,** который одновременно является органом лимфатической системы. Гормоны тимуса интенсивно функционируют в развивающемся организме, но при достижении половозрелости их активность резко падает (Чернышева М. П., 1995). Все они белково-пептидной природы, контролируют процессы созревания нервной, половой систем, Т-лимфоцитов. Интересно, что в клетках тимуса синтезируется ряд гормонов гипофиза. Но наибольшее число синтезируемых тимусом веществ относятся к группе гистогормонов.

Гистогормоны также воздействуют на клетки-мишени, но выделяются не в кровь, а в межклеточную жидкость, поэтому диапазон их действия невелик. Они широко представлены в организме и в основном осуществляют регуляторную функцию близлежащих клеток. Примером могут служить *простагландины,* обнаруженные во многих тканях, которые являются производными жирных кислот. Они способны связываться с различными мембранными рецепторами, что обусловливает широкий спектр их биологического действия. Другим примером может служить *гистамин*, выделяемый и нейронами, и *тучными клетками*.

В течение XX в. новая информация в эндокринологии накапливалась стремительно. Оказалось, что эндокринная система не ограничивается «классическими» эндокринными железами. Обнаруживали все больше веществ гормональной природы, которые выделяли клетки других органов, как бы «по совместите-

льству». Была показана гормональная функция клеток сердца, легких, желудка, кишечника, почек, печени (Чернышева М. П., 1995). Более того, оказалось, что одинаковые гормоны могут вырабатываться в разных местах. Но наиболее принципиальное значение имели данные нейрохимии, которые показали фундаментальное единство регуляторных систем, что заставило во многом пересмотреть наши взгляды на природу их функционирования.

8.5. Единство регуляторных систем организма

Сигнальные молекулы традиционно делили на три группы, согласно «дальности» действия сигнала. Гормоны переносятся кровью по всему организму, медиаторы — в пределах синапса, гистогормоны — в пределах соседних клеток. Однако прогресс в понимании природы регуляторных систем приводит к постепенному размыванию границ между группами, демонстрируя условность предложенных классификаций.

Наиболее показательным примером является самая многочисленная группа межклеточной коммуникации — **регуляторные пептиды.** Они широко распространены в нервной системе, поэтому часто называются нейропептидами. Однако регуляторные пептиды синтезируются не только нервными клетками, причем нейрон и клетка другой ткани могут синтезировать идентичные пептиды.

Регуляторные пептиды обычно включают в себя от 2 до 50 аминокислотных остатков. Они составляют подавляющее большинство сигнальных молекул — число известных нейропептидов уже превышает тысячу. Попытки сформировать функциональные классификации столь огромного числа веществ не удались из-за отсутствия четких границ между группами.

Пептиды-нейромедиаторы могут «по совместительству» выполнять функции гормонов и гистогормонов. Функция гистогормона у них часто выражается в коррекции действия другого медиатора, причем модуляция может распространяться как на собственный нейрон, так и на другие нейроны. Некоторые нейропептиды совмещают медиаторные, модуляторные и гормональные функции. Одинаковые нейропептиды, синтезированные в разных местах мозга, могут быть наделены разной функцией. Выполняя функцию нейромедиаторов, они передают сигнал в пределах синапса, а выполняя гормональную функцию, осуществляют дистантную регуляцию.

Совокупность наблюдений нейрохимии и нейрофизиологии позволила предположить, что система регуляторных пептидов вместе с непептидными сигнальными молекулами образует в организме ***функциональный континуум*** (Ашмарин И. П., Каразеева Е. П., 1999).

Хотя все члены континуума имеют общие характеристики, каждый из них эволюционно включен в регуляцию определенных функций и обладает собственным спектром активности. Каждый регулятор полифункционален, но, сколько бы функций ни совпадало у двух регуляторов, всегда имеются отличия по каким-либо показателям.

В системе континуума просматривается сложная структура иерархии, опосредованность активности одного регулятора другим, что дает еще больше возможностей для разнообразных вариантов. Кроме того, биологической активностью могут обладать и продукты распада сигнальных молекул. Все это весьма

осложняет понимание нами сложной картины регуляции, тем более что количество открытых веществ-переносчиков информации постоянно растет.

На молекулярном уровне регуляторные системы животных демонстрируют поразительное сходство, причем у многоклеточных они строились на основе элементов прокариот. Так, потенциал-зависимые каналы возникли 1500 млн лет назад, система G-белков — единая для всех животных и может быть прослежена до протистов, а важнейшим вторичным мессенджером и в синапсах, и при гормональной передаче является ц-АМФ (Смит К., 2005).

Единство всех систем регуляции организма наглядно демонстрирует **гипоталамо-гипофизарная система,** которая служит центральным звеном в нейрогуморальной регуляции позвоночных.

Первоначально ведущая роль в регуляции активности эндокринной системы отдавалась *аденогипофизу*. За ним даже закрепилось название «дирижер эндокринного оркестра». Затем стало ясно, что подлинным «дирижером» является *гипоталамус*. Этот крошечный отдел промежуточного мозга координирует также деятельность вегетативной нервной системы.

Нейросекреторные клетки гипоталамуса совмещают свойства нервной и эндокринной систем. Они воспринимают нервный импульс как обычные нейроны, но информацию передают гуморальным путем, секретируя нейропептиды, которые называются **нейрогормонами.** Нейрогормоны гипоталамуса, специфичные для каждого гормона гипофиза, выделяются не в общий кровоток, а в специальные (*портальные*) кровеносные сосуды, соединяющие гипоталамус и гипофиз, формирующие, таким образом, единую функциональную систему. Ее роль аналогична роли *нейрогемального органа* беспозвоночных.

На гипоталамо-гипофизарную систему действуют как нервные импульсы нейронов ЦНС, так и гормоны эндокринных желез по принципу обратной связи. Следует учитывать, что мозг также является органом-мишенью для гормонов. В самом общем виде механизм регуляции можно представить следующим образом.

Информация от разнообразных источников внешней среды (зрительная, слуховая, обонятельная и другая) поступает в ЦНС, где направляется в гипоталамус. Здесь эта информация перерабатывается, преобразуется в гуморальный сигнал и передается в переднюю долю гипофиза. Гормоны аденогипофиза регулируют деятельность других эндокринных желез. Гормоны этих желез оказывают непосредственное действие на клетки-мишени. Схематично сказанное можно представить следующим образом: сигналы внешней среды → сенсорные системы → гипоталамус → аденогипофиз → эндокринные железы → клетки-мишени (Карш Ф., 1987). Любой гормон имеет множество клеток-мишеней, поэтому он всегда действует на многие органы и ткани. Обычно уровень гормона в крови регулируется по принципу отрицательной обратной связи.

В плане филогении весьма интересным представляется поразительное сходство нейромедиаторов у представителей разных типов беспозвоночных и позвоночных животных. Различие в структуре гормонов выше, чем медиаторов, но даже протисты имеют в своей цитоплазме вещества, аналогичные гормонам позвоночных. Как уже указывалось ранее, многие элементы регуляторных систем ведут свою молекулярную эволюцию со стадии прокариот. Следует добавить, что вариабельность на филогенетическом древе даже родственных веществ может быть велика. Так, из двух гормонов нейрогипофиза *вазопрессин* весьма кон-

сервативен у самых разных типов животных, в то время как *окситоцин* — вариабелен (Чернышева М. П., 1995).

Фундаментальное значение придается в настоящее время особой группе регуляторных пептидов — **факторам роста.** Открытие этого класса веществ стало важным моментом в понимании процессов клеточной дифференцировки, которая все еще остается во многом загадочной областью. В качестве примера можно привести *фактор роста нервов* (ФРН), состоящий из двух цепей и 118 аминокислотных остатков. Многие клетки синтезируют ФНР в процессе развития. Нервные волокна растут по направлению к этим клеткам-мишеням, но в онтогенезе сохраняются только те нервные волокна, которые установили контакт с органом-мишенью. Исследование факторов роста и родственных им веществ показало широкое распространение их в организме животных. Их дальнейшее изучение, несомненно, внесет много нового в наше понимание природы регуляции.

Что касается классификации регуляторных систем и их сигнальных веществ, то создается впечатление, что феномен континуума универсален для всех аспектов живых систем. Природа никак «не идет навстречу» биологам в их желании строить красивые классификации (Смит К., 2005).

8.6. Нейрогормоны и поведение

Из нейрогормонов особое внимание исследователей привлекли *серотонин, дофамин* и *эндорфины.*

Серотонин является весьма многофункциональной сигнальной молекулой, выполняя функции нейромедиатора, модулятора и гормона. Он играет важную роль в регуляции эмоциональных состояний, уровня тревожности, пищевого и полового поведения, двигательной активности, состояний сна. Со структурой *серотонина* имеет сходство структура известного наркотика-галлюциногена ЛСД. Есть данные, что у депрессивных больных содержание *серотонина* в головном мозге понижено.

Дофамин — это представитель группы катехоламинов, в которую входят также *адреналин* и *норадреналин*. В организме он является одним из ключевых факторов системы внутреннего вознаграждения. В 1955 г. у крыс была открыта «поощрительная система», которую затем стали называть системой внутреннего вознаграждения. Она решающим образом влияет на поведение, поэтому на ней стоит остановиться.

«Поощрительная система» сформировалась в ходе эволюции для контроля над состоянием организма. У высокоразвитых животных процесс достижения цели может включать несколько этапов. Поскольку вознаграждение приходит только в конце процесса, необходимо сигнализировать организму, что «все в порядке» и «все правильно» на промежуточных этапах (Жуков Д. А., 2007). Такую роль и выполняет система внутреннего вознаграждения. В этой системе ряд веществ непосредственно стимулируют чувство удовлетворения. К ним относятся *опиоидные нейропептиды, нейротензин* и некоторые другие.

Среди *опиоидных нейропептидов* большой интерес вызывают *эндорфины*, открытые в 1975 г., и *энкефалины*. Им отводят важную роль в ощущении удовольствия. Показана роль *эндорфинов* в регуляции болевой чувствительности. Но все их функции до конца не раскрыты.

Анализ поощрительных систем у животных позволил представить модель формирования наркотической зависимости. В экспериментах после введения нейропептидов вознаграждения животные отказываются от нормального пути достижения цели, который в естественных условиях регулируется факторами внутреннего вознаграждения. Нормальный механизм подразумевает преодоление препятствий и затрату усилий, от чего, в значительной степени, также зависит уровень ощущения удовольствия (Жуков Д. А., 2007). В этом проявляется мудрость природы.

Оказалось, что большинство факторов внутреннего вознаграждения по своей структуре близки к наркотикам. Прием наркотиков позволяет достичь состояния удовольствия, минуя все нормальные промежуточные процессы, приводящие к выделению эндогенных факторов внутреннего подкрепления.

Исследования поощрительной системы привели нейрохимиков и нейрофизиологов к пессимистическому выводу о необратимости и пожизненной сохранности наркотической зависимости. Человек, как и другие животные, также имеет «центр удовольствия» и также способен отказаться от самого необходимого для поддержания жизни ради его стимуляции. Необратимость патологического поведения наркоманов связана именно с постоянным стимулированием «центра удовольствия» (Хамори Й., 1985; Ещенко Н. Д., 2004).

Норадреналин также служит нейрогормоном. По своей структуре он очень похож на *дофамин,* но существенно отличается по своим функциям. Нарушение *норадреналиновой* трансмиссии у человека приводит к таким патологическим состояниям, как депрессия и шизофрения.

Чрезвычайно широко распространены в организме рецепторы *гистамина*, что указывает на его важную роль. *Гистамин* стимулирует двигательную активность, половое поведение, энергетический обмен мозга и многие другие функции. Хотя нейроны, продуцирующие *гистамин*, занимают только небольшую часть гипоталамуса, их аксоны проходят во все отделы мозга. *Гистамин* выделяется тучными клетками, причем именно он ответственен за многие болезненные проявления аллергических реакций.

В настоящее время выявлены разнообразные отклонения в содержании и обмене нейромедиаторов у лиц, склонных к агрессивному поведению. Особенно четко это продемонстрировано в отношении *дофамина* и *серотонина.* Накоплено достаточно сведений о наследуемом характере отклонений. Так, ведущим фактором предпочтения алкоголя является генетически опосредованная вариабельность в дофаминергической системе. Показано, что такие патологические формы поведения у детей, как дефицит внимания и гиперактивность, четко коррелируют с преступным поведением во взрослом возрасте (Ещенко Н. Д., 2004).

8.7. Регуляция процессов размножения и полового поведения

Большой сложностью отличается нейрогуморальная регуляция процессов размножения и полового поведения. Роль гипоталамо-гипофизарной системы в этой регуляции особенно наглядна. Гипоталамус, посредством секреции *рилизинг-факторов,* контролирует синтез гонадотропных гормонов: *фолликулостимулирующего (ФСГ), лютеинизирующего (ЛГ)* и *пролактина,* которые направля-

ются кровью к гонадам. В гипоталамусе существуют как центры поддержания базального уровня гонадотропных гормонов, так и центры их циклических изменений.

Гонады реагируют на гонадотропные гормоны различными способами. У самцов млекопитающих *ФСГ* действует на семенные канальцы, контролируя сперматогенез, а *ЛГ* стимулирует синтез *клетками Лейдига* мужских половых гормонов. У самок *ФСГ* стимулирует образование фолликулов, а *ЛГ* — синтез женских половых гормонов.

Мужские половые гормоны (андрогены), основными из которых являются *тестостерон* и *андростендион,* оказывают значительно более сильное воздействие на половую дифференцировку, чем женские. Это же можно сказать и о влиянии на поведение, особенно на проявление агрессивности и половой активности (в этом плане резко выделяется *тестостерон*). Однако все эффекты андрогенов неоднозначны, и понимание гормонального действия возможно только в русле всех процессов дифференциации пола.

Еще более неоднозначно и обусловлено сложной системой взаимосвязей действие женских половых гормонов. Гормоны яичников (эстрогены), основными из которых являются *эстрадиол* и *эстрон*, также влияют на поведение, хотя они несравненно слабее андрогенов. Эстрогены контролируют в женском организме множество функций, включая процессы роста и дифференцировки. Для многих генов эстрогены являются факторами экспрессии, поэтому рецепторы эстрогенов широко представлены в различных клетках. Как показали исследования эпигенетики, уровень активности этих рецепторов весьма зависит от ***материнской ласки***. Недостаток ласки нарушает биохимические каскады различных сигнальных путей и неизбежно сказывается на формировании поведения.

После овуляции из клеточных компонентов фолликула образуется временный эндокринный орган — **желтое тело.** Его основной гормон — *прогестерон*, выполняет важнейшую роль подготовки матки к беременности. Динамика секреции эстрогены — прогестерон носит циклический характер. Довольно четко показана роль *прогестерона* в снижении уровня тревожности. Резкое падение уровня *прогестерона* в конце менструального цикла у женщин является основной причиной такого расстройства, как *предменструальный синдром* (Жуков Д. А., 2007).

Другим временным эндокринным органом является **плацента,** продуцирующая многие гормоны, в том числе специфический — *хорионический гонадотропин*. Эндокринные функции плаценты различны у разных животных.

Единственным нестероидным женским половым гормоном является белок *релаксин*, который разрыхляет тазовый симфиз в конце беременности.

Сложные связи гормональной регуляции корректируются факторами внешней среды и формируют различные репродуктивные циклы в природе. Столь сложные связи, с одной стороны, благоприятствуют разнообразной регуляции, но, с другой стороны, дефект любого звена отражается на всей системе, что порождает многочисленные патологии. У млекопитающих существуют разнообразные специальные механизмы циклической регуляции синтеза гонадотропинов. Наиболее принципиальное различие в таких механизмах связано с влиянием копуляции на процесс овуляции. При индуцированной овуляции она обусловлена копуляцией, а при спонтанной овуляции происходит независимо от нее. Большинство млекопитающих принадлежат ко второму типу, хотя не всегда между ними можно провести четкую границу. Варианты циклической овуляции в природе весьма разнообразны.

ЛГ имеет ключевое значение в возникновении овуляции. Секреторный пик *ЛГ* обусловлен действием *эстрадиола* на гипоталамус и гипофиз по механизму положительной обратной связи (Бэйрд Д., 1987). Отсутствие предовуляторного выброса *ЛГ* является основной причиной наличия ановуляторных циклов у женщин. Ановуляторные циклы, типичные при половом созревании человека и самок высших обезьян, вероятно, играли адаптивную роль у первобытного человека, отпуская самкам время на выбор «достойного» самца (Шорт Р., 1987).

Роль *пролактина* в регуляции функций яичников до конца не понятна. У самок млекопитающих он стимулирует развитие молочных желез и образование молока. *Пролактин* играет важную роль в реализации материнского инстинкта, формировании родительского поведения. Он также исполняет роль «сторожевого пункта» во время сна кормящей матери (Чернышева М. П., 1995).

Важную роль в гормональной регуляции процессов размножения играют и другие гормоны. Гормон задней доли гипофиза *окситоцин* является стимулятором сокращения стенок матки при родах и альвеол молочной железы при лактации. Показано влияние *окситоцина* на поведение и психику. Так, повышение его уровня у женщин во время овуляции коррелирует с уменьшением тревожности. Уровень *окситоцина* может изменяться под действием запахов, мыслей, вида других людей. Показано, что его секреция преобладает во время сна. У мужчин *окситоцин* оказывает сильнейшее влияние на эмоциональную составляющую полового поведения. Как и большинство гормонов, *окситоцин* функционирует не изолированно, а в тесном взаимодействии с другими гормонами, поэтому мы можем наблюдать самые неожиданные эффекты.

Другой гормон задней доли гипофиза *вазопрессин* также играет заметную роль в регуляции полового поведения. Он усиливает чувство тревоги, ослабляет болевые ощущения, подавляет двигательную активность. У самцов он явно усиливает враждебность к «чужим».

Гормон гипоталамуса *гонадолиберин* провоцирует состояние эйфории, являясь естественным антидепрессантом.

Влияя на секрецию *ФСГ, ЛГ* и *пролактина*, существенную роль в процессах размножения играет эпифиз. Он влияет на процессы полового созревания у молодых животных, определяет протекание сезонных изменений репродуктивных процессов. У человека расстройства функции эпифиза часто приводят к преждевременному половому созреванию (Линкольн Дж., 1987).

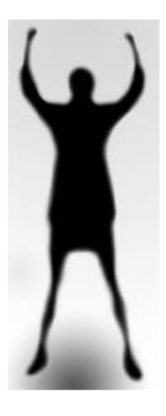
Уровень общей активности организма во многом регулируется гормонами надпочечников и щитовидной железы. Многообразно действие взаимосвязанной цепочки гормонов при стрессе. Гормон гипоталамуса *кортиколиберин* вызывает чувство тревоги, *адренокортикотропный* гормон гипофиза (АКТГ) усиливает внимание, гормон надпочечников *адреналин* увеличивает тонус мышц, усиливает сердцебиение. Именно *адреналин* подготавливает организм к состоянию «бегство или борьба». С этой цепочкой тесно взаимосвязаны гормоны задней доли гипофиза — *вазопрессин* и *окситоцин*.

Другая группа веществ, влияющих на половое поведение, представлена **феромонами.** Они выделяются специальными клетками в окружающую среду и выполняют сигнальную функцию в коммуникации. Самая важная их роль — индивидуальное узнавание членов сообщества. У животных феромоны часто играют роль «визитной карточки», сигнализируя не только о видовой и половой принадлежности, но и о функциональном состоянии.

Роль феромонов в социальной коммуникации человека широко обсуждается в настоящее время. Несмотря на то что острота обоняния у человека значительно ниже, чем у большинства млекопитающих, феромоны не потеряли своего значения. Они влияют на поведение человека, хотя это влияние может не осознаваться. Железы, выделяющие феромоны, у человека сконцентрированы в частях тела, покрытых волосами, и ареолах сосков (Жуков Д. А., 2007). Эти железы начинают интенсивно функционировать одновременно с половым созреванием. Половые гормоны, поступающие в железы с током крови, являются компонентами феромонов. Влияние феромонов на половое поведение человека показано в ряде исследований, но окончательные выводы делать рано. Однако, не дожидаясь научных выводов, «феромонная» тема беззастенчиво эксплуатируется в рекламе парфюмерной продукции.

Восприятие феромонов производится особым отделом обонятельной сенсорной системы — **вомероназальным органом.** Он развит у всех наземных позвоночных, включая человека. Обонятельные рецепторы вомероназального органа отличаются от обонятельных рецепторов носовых ходов, а его афферентные нервные волокна проникают в дополнительную обонятельную луковицу, которая связана с лимбической системой. Возможно, она запрограммирована реагировать на определенные видоспецифичные запахи и игнорировать остальные. Две обонятельные системы позвоночных, вероятно, давно ведут независимую эволюцию (Смит К., 2005).

Есть версия, что вомероназальный орган сыграл особую роль в эволюции мозга млекопитающих и человека. К этому вопросу мы вернемся в следующей главе, посвященной структурно-функциональной организации мозга.



ГЛАВА 9

ФИЗИОЛОГИЯ МОЗГА

Нет области науки более важной для человека,
чем исследование его собственного мозга.

Ф. Крик (1916—2004),
английский генетик,
лауреат Нобелевской премии 1962 г.

Несмотря на значительный объем данных, полученных в исследованиях по эволюционной физиологии, нельзя судить о закономерностях эволюционных преобразований головного мозга позвоночных. По этому поводу существует несколько гипотез, но единой теории пока нет.

9.1. Головной мозг

В анатомии мозга позвоночных обычно выделяют пять отделов, а у млекопитающих — шесть.

Продолговатый мозг (*myelencephalon*) является продолжением спинного мозга и, в общем виде, сохраняет его структуру, особенно у низших позвоночных. У высших позвоночных в продолговатом мозге четко выделяются отдельные ядра, в которых локализуются центры рефлекторных актов: дыхания, глотания, сосания, сердечной деятельности, равновесия.

Мозжечок (*cerebellum*) — это мозговой центр координации движений. Он не имеет самостоятельных двигательных систем, но образует связи со всеми системами мозга, связанными с движением. В мозжечок поступает информация о положении тела и состоянии мышц из среднего и переднего мозга, ретикулярной формации, разнообразных сенсорных систем. Эволюционно мозжечок возникает в результате интенсивного развития вестибулярных ядер.

У млекопитающих кора мозжечка состоит из трех слоев. Нейроны второго слоя — *клетки Пуркинье*, имеют весьма специфичное строение, образуя густую сеть из десятков тысяч отростков дендритов. Каждая *клетка Пуркинье* образует более 200 000 синаптических контактов. Кору приобрел в ходе эволюции и *мозжечок* птиц. *Мозжечок* птиц и млекопитающих достигает больших размеров из-за необходимости обработки огромного массива сенсорной информации, обусловленной сложностью координации их движений.

Мост (*pons*) как особый отдел выделяется только у млекопитающих. Он представлен в основном проводящими путями, которые связывают передний, средний, продолговатый и спинной мозг.

Средний мозг (*mesencephalon*) сохраняет вид трубки с полостью — *сильвиевым водопроводом*. Выше его располагается область, эволюционно связанная с развитием зрения, — *тектум*. У рыб и амфибий *тектум* является важнейшим

мозговым центром, где обрабатываются сенсорные сигналы из всех источников. У рептилий *тектум* становится настоящим ассоциативным центром мозга. Огромно его значение и у птиц.

У млекопитающих *тектум* теряет свое значение и принимает форму четверохолмия. В нем располагаются подкорковые центры зрения и слуха, осуществляющие рефлекторные ориентировочные реакции. Большая часть сенсорных сигналов у млекопитающих направляется в полушария переднего мозга. Самое крупное ядро среднего мозга — *красное ядро*, в котором переключаются эфферентные нейроны из *мозжечка* и контролируется тонус мышц.

Промежуточный мозг (*diencephalon*) претерпевает в ходе эволюции позвоночных значительные преобразования. Он формировался как отдел, в котором сосредоточены многочисленные центры нейрогормональной регуляции. До сих пор не решен вопрос о гомологии его отделов у разных классов.

В промежуточном мозге выделяют три отдела: *эпиталамус, таламус, гипоталамус*.

Эпиталамус состоит из группы ядер и особой нейроэндокринной железы — *эпифиза,* роль которой долгое время оставалась непонятной. Р. Декарт рассматривал *эпифиз* как «хранилище души», и этот взгляд нашел широкую поддержку. В настоящее время *эпифизу* приписывают контроль циркадных ритмов, времени полового созревания, хотя сам механизм такой регуляции во многом непонятен. В эволюции позвоночных *эпифиз* развивается на основе теменного глаза, содержащего светочувствительные элементы.

Таламус претерпевает наибольшие структурные преобразования в эволюционном ряду позвоночных. Его роль возрастает по мере повышения уровня организации, при этом синхронно уменьшается роль *тектума.* У млекопитающих *таламус* включает более 150 ядер и становится «центральной переключательной станцией» мозга, где собирается вся сенсорная информация, направляемая затем в полушария переднего мозга.

Гипоталамус у всех классов позвоночных служит интегративным центром вегетативной нервной системы, эндокринной системы, эмоций, регулятором гомеостаза. Имея многочисленные ядра, *гипоталамус* связан с другими отделами мозга. Несмотря на крошечные размеры (*гипоталамус* человека весит менее 4 г), он участвует в регуляции всех сфер жизнедеятельности организма. Физиологи рассматривают *гипоталамус* как сложный «коммутатор», соединяющий нервную и эндокринную системы (Карш Ф., 1987). Наличие в *гипоталамусе* нейросекреторных клеток является общей чертой для всех классов позвоночных.

Передний мозг (*telencephalon*) у позвоночных состоит из двух полушарий. Эволюция переднего мозга производит наибольшее впечатление в сравнительно-анатомических исследованиях. Возникнув исключительно в связи с обонятельной рецепцией, у представителей высокоорганизованных классов он становится основным ассоциативным центром, от которого и зависят когнитивные способности (Ромер А., Парсонс Т., 1992). В процессе эволюции это сопровождается прогрессирующей концентрацией тел нейронов (серого вещества), в результате чего формируются кора и базальные ядра.

Кора полушарий впервые возникает у рептилий и состоит из трех отделов. Древняя кора (*палеокортекс*) включает в себя обонятельные доли. Старая кора (*архикортекс*) является центральной структурой лимбической системы, регулирующей эмоционально-мотивационное поведение. Новая кора (*неокортекс*)

активно функционирует только у млекопитающих, хотя возникает в ходе эволюции уже у высших рептилий.

Появление *неокортекса,* возможно, было обусловлено необходимостью анализа сенсорной информации вомероназального органа. Вомероназальный орган возникает в связи с выходом позвоночных на сушу для хеморецепции в воздушной среде. После образования единой обонятельной сенсорной системы он, вероятно, реорганизуется в систему половой хеморецепции (Савельев С. В., 2005). В условиях первобытного леса ее роль оказалась весьма велика. Уже зачаточный *неокортекс* рептилий оказался связан почти со всеми важными центрами мозга.

У птиц доминирование сенсорных систем зрения, слуха, вестибулярного аппарата привело к редукции обонятельной и вкусовой систем, что, в свою очередь, привело к редукции коры. Наличие фрагментов архи-, палео- и неокортекса у предков птиц подтверждает такую версию. Высшую интегративную функцию в регуляции деятельности мозга у птиц приобретают производные базальных ядер — *стриатум* и *гиперстриатум.*

У млекопитающих, наоборот, *неокортекс* монопольно забирает высшие интегративные функции и составляет основную часть коры переднего мозга. Эволюция мозга млекопитающих — это, по сути дела, эволюция *неокортекса.* Особенно впечатляющих размеров *неокортекс* достигает у человека (рис. 9.1). Вставочные нейроны, образующие гигантское число связей, составляют 99 % всех его нейронов (Хамори Й., 1985). Именно с *неокортексом* связаны когнитивные достижения человека, поэтому этот раздел мозга всегда вызывал особый интерес нейрофизиологов. Базальные ядра у млекопитающих не играют ведущей роли — так, *полосатое тело* (аналог *стриатума* и *гиперстриатума* птиц) является центром непроизвольных стереотипных движений.

Под корой полушарий переднего мозга находится «белое вещество», состоящее из миелинизированных отростков нейронов, формирующих разнообразные пучки. *Проекционные пучки* связывают кору с другими отделами мозга. *Ассоциативные пучки* связывают различные участки одного полушария. *Комиссуральные пучки* связывают участки коры левого и правого полушарий. Самой крупной комиссурой является *мозолистое тело*, которое у человека включает в себя более 200 млн волокон.

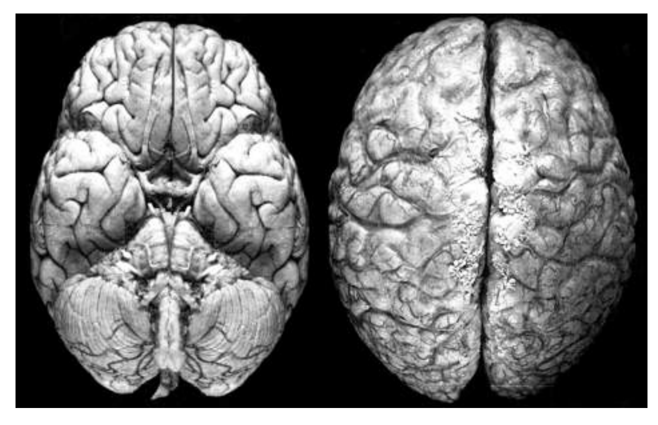


Рис. 9.1. Мозг человека



Рис. 9.2. Дельфин

Сложная система проводников, соединяющая разные части коры, наводит на мысль, что кора представляет собой единое образование. Вместе с тем, давно показано, что определенные участки коры связаны с выполнением определенных функций. Эта проблема остается одной из сложнейших в нейрофизиологии.

Среди современных млекопитающих выделяют несколько вариантов строения переднего мозга, который часто характеризуется бороздами и извилинами. Так, китообразные (отр. ***Cetacea***) имеют своеобразную схему распределения сенсорных зон в *неокортексе,* высокий индекс цефализации (отношение массы мозга к массе тела), но микроструктура коры демонстрирует примитивный уровень организации. При этом дельфины (рис. 9.2), в свою очередь, имеют весьма специфичную структуру мозга и сложную систему ассоциативных связей внутри коры, обусловливающую разнообразные формы поведения.

Поскольку мозг — это весьма энергоемкая структура, существуют энергетические ограничения его эволюции. Для создания «интеллектуального» мозга необходим организм с достаточно большой массой тела: тогда относительные расходы на содержание мозга уменьшатся (Савельев С. В., 2005). Но у крупных организмов обычно большая продолжительность жизни и малое число потомков, поэтому их эволюция должна протекать весьма медленно. Исключительно высокая скорость эволюции мозга млекопитающих, и особенно человека, остается одной из загадок эволюционной физиологии. Вероятно, причиной этому послужили изменения в регуляторных генах. С ними связано резкое увеличение размеров *неокортекса* у приматов и еще более резкое — у человека.

Эволюционная генетика наглядно показала, что усложнение живых систем, в первую очередь, определяется совершенствованием процессов регуляции экспрессии генов, а не их количеством. Более того, в эволюции человека был использован вариант в противовес общей эволюционной тенденции. Недавние сенсационные находки в Индонезии нового вида карликовых людей, живших 20—90 тыс. лет назад, демонстрируют путь миниатюризации мозга и усложнения его организации. Этот вид, который получил название *Homo floresiensis,* ведет независимое происхождение от архантропов. Мы наблюдаем резкое уменьшение размеров тела и мозга с одновременным возрастанием интеллекта. Рост *Homo floresiensis* не превышал 1 м, а объем мозга был как у шимпанзе — 380 см^3,

но это не мешало им создавать орудия, даже более прогрессивные, чем у соседних *Homo sapiens* (Мосевицкий М. И., 2008).

Однако самый совершенный мозг не способен самостоятельно воспринимать сигналы внешнего мира (Хамори Й., 1985). Эту роль выполняет особый отдел — сенсорные системы.

9.2. Сенсорные системы

Сенсорные системы возникают на очень ранних стадиях эволюции животных для непосредственного восприятия сигналов внешнего мира. В ходе этой эволюции постепенно совершенствуется воспринимающая структура, формируются аналитические центры, из которых затем выделяется ассоциативная система.

У истоков сенсорной физиологии можно поставить выдающегося немецкого физиолога И. Мюллера (1801—1858), выдвинувшего концепцию специфической нервной энергии различных органов чувств.

И. П. Павлов ввел понятие анализатора как структуры для восприятия и анализа сигналов. Он выделял в нем три отдела: сенсорный рецептор, проводящие пути и мозговой центр коры. Однако оказалось, что анализ сенсорной информации не является прерогативой коры, а проходит на всех этапах, поэтому практически невозможно выделить отдельно проводящие пути. Почти не употребляется в настоящее время и сам термин «анализатор».

Сенсорные рецепторы, представляющие собой специализированные клетки, приспособленные к восприятию определенного раздражителя и преобразованию его энергии в нервное возбуждение, интенсивно изучаются в сенсорной физиологии. Они сформировались на основе фундаментальной способности всех клеток реагировать на механические, химические и электромагнитные воздействия, что определяет неспецифическую чувствительность любой клетки. В ходе эволюции происходит прогрессирующая специализация чувствительных клеток, что неизбежно приводит к их объединению с формированием сложных вспомогательных структур и образованием органов чувств.

Существует множество классификаций сенсорных рецепторов. Понимая условность любого деления, можно выделить среди них три больших класса на основе настройки на конкретный стимул.

Механорецепторы — восприятие механических стимулов.

Хеморецепторы — восприятие химических стимулов.

Фоторецепторы — восприятие электромагнитных стимулов.

К этим главным группам относятся рецепторы наиболее известных нам органов чувств: слуха, осязания, равновесия (механорецепция), вкуса, обоняния (хеморецепция), зрения (фоторецепция).

Как отдельные группы часто выделяют *терморецепторы,* воспринимающие термические стимулы, *осморецепторы*, воспринимающие изменение осмотического давления, *ноцицепторы* — рецепторы боли, имеющие низкий порог по отношению к повреждению. Возможно, какие-то из этих функций выполняют «по совместительству» другие рецепторы. Некоторые организмы способны воспринимать электрические и магнитные поля, инфракрасное и ультрафиолетовое излучение, поляризационный свет. В ходе эволюции у них образовались свои разнообразные рецепторные органы.

Традиционно рецепторы также делят на первичночувствующие (видоизмененные нейроны) и вторичночувствующие (видоизмененный эпителий). К последним у позвоночных относятся рецепторные клетки слуховой, вестибулярной, вкусовой систем, электрорецепции. Интересно, что рецепторы одинаковой модальности могут иметь различное строение и происхождение.

Рецепторы большинства органов чувств воспринимают сигналы из внешней среды, поэтому их называют экстерорецепторами. Рецепторы, которые передают сигналы внутренних органов, называются интерорецепторами. Они включают в себя те же модальные группы, за исключением *фоторецепторов.* Понятно, что такое деление весьма условно — куда, например, отнести *хеморецепторы* языка или рецепторы вестибулярного аппарата?

Механизм действия рецепторов кратко был описан ранее. Обычно сенсорные рецепторы способны генерировать только рецепторный потенциал. Рецепторный потенциал вызывает выделение медиатора в синапсе, связывающем рецептор и нейрон, в котором и происходит генерация нервного импульса. Однако некоторые первичночувствующие рецепторные клетки (например, обонятельные) сами способны преобразовывать рецепторный потенциал в потенциал действия.

Дифференциальная чувствительность рецепторов выражается в способности замечать различия действующих раздражителей. Она измеряется порогом реакции. **Порог реакции** — это минимальная интенсивность раздражителя, вызывающая реакцию в рецепторах. Чем выше чувствительность, тем ниже порог реакции. В физиологии разработаны строгие формулы ее расчета (законы Вебера, Фехнера, Стивенса). Обычно чувствительность рецепторов чрезвычайно высока. Так, обонятельные рецепторы способны распознать одну молекулу вещества, а зрительные рецепторы — один квант света. Высокая чувствительность дает возможность дистанционного восприятия, что является важной адаптацией.

Понятие порога реакции можно определить через величину стимула, вероятность восприятия которого равняется 50—75 %. Более низкие значения характеризуются как подпороговые. В подпороговом диапазоне реакция на сверхслабые раздражители есть, но она не осознается. Так, даже если при уменьшении интенсивности света человек уже не может сказать, видел он вспышку или нет, можно зарегистрировать кожно-гальваническую реакцию (КГР) на сигнал. Таким образом, порог реакции — понятие конвенциональное (зависящее от соглашения).

Рассматривая связь рецепторов с мозговыми центрами, необходимо учитывать, что каждая сенсорная система представлена в коре полушарий не одной проекционной зоной. Наиболее полно она представлена в первичной зоне, поражение которой сопровождается самыми грубыми нарушениями функции. Вторичные зоны представляют проекции первичных зон и участвуют в интегративной деятельности мозга, которую мы рассмотрим ниже. Нарушения функционирования вторичных зон не имеют столь глобальных последствий для восприятия сенсорной информации.

Среди сенсорных систем высших позвоночных обычно выделяют зрительную, слуховую, вестибулярную, обонятельную, вкусовую и соматосенсорную системы. Четко анатомически идентифицировать системы *терморецепторов, осморецепторов* и *ноцицепторов* затруднительно.

Все классификации сенсорных систем содержат свою долю условности. Поскольку они строятся по функциональному признаку, то разные сенсорные системы могут обладать очень похожими рецепторами (например, слуховая и вес-

тибулярная). Более того, выделяют две самостоятельные обонятельные системы (основная и вомероназальная) независимого происхождения.

Вначале кратко рассмотрим работу **зрительной** сенсорной системы, имеющей наибольшее значение для человека. Ее периферический отдел представлен особыми сенсорными клетками — фоторецепторами сетчатки, входящей в структуру глаза. Глаз — это один из наиболее сложных органов чувств, но все его структуры предназначены обслуживать сетчатку. Сетчатку рассматривают как часть мозга, выдвинутую на периферию, как «*аванпост головного мозга*» (Николс Дж. [и др.], 2008).

Среди фоторецепторов выделяют *палочки*, воспринимающие интенсивность света, и *колбочки*, способные воспринимать цвет. Мембраны фоторецепторов содержат зрительные пигменты, которые при поглощении фотонов активируют G-белки, запускающие биохимический каскад. Роль вторичного мессенджера выполняет в фоторецепторах ц-ГМФ.

Передачу и модуляцию сигнала осуществляют другие клетки сетчатки: *биполярные, горизонтальные, амакриновые, ганглиозные*. *Ганглиозные клетки*, которые способны генерировать ПД, являются последним этапом сетчатки. Их аксоны формируют зрительный нерв, по которому сигнал передается в *латеральное коленчатое тело таламуса*, а оттуда — в кору полушарий. В *таламусе* формируются М- и Р-тракты, ведущие в различные области коры, где отдельно анализируются цвет и движение.

Анализ зрительной информации начинается в *первичной зрительной зоне* затылочной области коры, но не завершается там. Исследование мозга показало, что у приматов имеется около 30 участков коры, связанных с анализом зрительной информации. Хотя высшим уровнем анализа сенсорной информации считаются ассоциативные зоны, такое большое число задействованных областей представляет собой не строгую иерархию, а сложную переплетающуюся сеть. Однако, несмотря на большой объем знаний относительно функционирования зрительной сенсорной системы, на полное ее понимание остается лишь надеяться в будущем.

Соматосенсорную систему необходимо рассмотреть для понимания последующего материала о регуляции движения. Она включает в себя рецепторы осязания и проприорецепторы, которые обеспечивают своими сигналами *соматосенсорную зону* коры.

Проприорецепторы, к которым относятся *мышечные веретена, сухожильные органы Гольджи* и *суставные рецепторы*, стоят несколько особняком среди других интерорецепторов. Часто проприорецепторы выделяют в отдельную группу. Они воспринимают позу и движение тела, напряжение мышц и сухожилий, являясь источником информации о состоянии двигательного аппарата и положении тела в пространстве. Ч. Шеррингтон, которому принадлежит термин «проприорецепция», сравнивал ее с «шестым чувством», подразумевая под этим словом непрерывный, неосознаваемый поток ощущений. Проприорецепторы есть у всех наземных позвоночных, но отсутствуют у рыб и водных амфибий.

Функцию осязания в коже млекопитающих выполняют многочисленные свободные и инкапсулированные нервные окончания: *тельце Мейснера, тельце Пачини, тельце Руффини, диски Меркеля, рецепторы волосяных фолликулов*. Развитие волос у млекопитающих, вероятно, объясняется именно рецепторной ролью: первоначально они возникают как усилители механорецепции, а функцию терморегуляции приобретают лишь вторично (Савельев С. В., 2005).

Вся информация, поступающая из кожи и проприорецепторов, проходит различными путями через дорсальные столбы *спинного мозга*, ядра *продолговатого мозга* и *таламус*. Перед *таламусом* расположена специфическая мозговая структура — *медиальный лемниск*, поэтому весь путь получил название лемнискового пути. На этом пути между рецептором и корой имеется всего три синапса.

В *соматосенсорной зоне коры* каждый участок представляет проекцию тела, причем чем больше плотность рецепторов кожи, тем большей площадью проекции представлена эта область. Закономерная последовательность таких участков впервые была обнаружена знаменитым канадским ученым, основателем нейрохирургии У. Пенфилдом (1891—1976). У человека она получила образное название «сенсорного гомункулуса». Особенно обширны у людей области, представляющие большие пальцы рук и язык.

Теперь рассмотрим одни из самых удивительных сенсорных механорецепторов, которые сформировались в царстве животных, — *волосковые клетки* позвоночных. Они выстилают мембранный лабиринт внутреннего уха, формируя там периферические отделы **слуховой** и **вестибулярной** систем. У водных позвоночных они лежат в основе другой системы — органов боковой линии. Эта система, отсутствующая у наземных групп, определяет вибрации окружающей воды. Вероятно, внутреннее ухо развивается в процессе эволюции из органов боковой линии. Первоначально ухо формируется как орган равновесия, а детектирование звуков, лежащее в основе слуховой сенсорной системы, является более поздним добавлением. И сейчас мембранный лабиринт позвоночных морфологически представляет собой единое целое, формируя отделы слуховой (улитка) и вестибулярный (маточка, мешочек, полукружные каналы) систем.

«Волоски» *волосковых клеток* делятся на два типа: *стереоцилии* (пучки микрофиламентов в оболочке) и *киноцилии* (типичные реснички). Обычно *волосковая клетка* содержит несколько десятков *стереоцилий* и одну *киноцилию*. Клетки улитки у млекопитающих содержат *киноцилии* только в раннем возрасте, а затем остаются одни *стереоцилии*.

Чувствительность *волосковых клеток* прямо поразительна. Мы не будем рассматривать сложные механизмы формирования рецепторного потенциала и передачи нервного импульса. Отметим только сходство структуры и функции *волосковых клеток* у самых разных представителей животного мира. Единство животных на молекулярном уровне неоднократно поражало ученых.

Хеморецепторы обычно рассматриваются в **обонятельной** и **вкусовой** сенсорных системах. У позвоночных эти системы разделены и имеют разное происхождение, но у беспозвоночных различить их не всегда просто. Интересно, что столь знакомое всем ощущение вкуса оказалось весьма сложным, поэтому нейрофизиологи сейчас только стоят на пороге понимания его механизмов. Необходимо также отметить разнообразие *хемо-интерорецепторов*, часто игнорируемых в курсах физиологии, но играющих исключительно важную роль в поддержании гомеостаза.

Много неясного и в механизме обонятельной сенсорной системы. Обонятельные хеморецепторы, в отличие от вкусовых, являются первичночувствующими. Они представлены видоизмененными нейронами с одним дендритом, на конце которых имеется расширение с ресничками. Как можно было заметить, природа использует аппарат ресничек в самых разных сенсорных системах.

Фундаментальные свойства сенсорных систем заложены генетически, но реализация этих свойств во многом зависит от условий развития, особенно во время

критического периода. Зрительная система наглядно демонстрирует роль генетического фактора в восприятии. Отбор синапсов, необходимый для формирования зрительной системы, во многом определяется сенсорным опытом животного. Лишение зрительных стимулов в этот период нарушает ориентацию нейронов рецептивных полей коры, что не позволяет сформироваться предметному зрению. Правда, критический период у высокоорганизованных млекопитающих весьма велик, а у человека формирование предметного зрения, возможно, продолжается до 13 лет.

Многие функции организма являются следствием синтеза деятельности различных сенсорных систем. Так, положение тела в пространстве определяется работой зрительной, вестибулярной и соматосенсорной систем. Нарушения при болезни Паркинсона являются именно нарушением синтеза (Сакс О., 2010). К работе сенсорных систем мы вернемся при рассмотрении проблемы восприятия.

9.3. Эффекторные системы

Нервная система необходима не только для получения информации из внешнего мира, но и для адекватного ответа. Эту роль выполняет эффекторная система. В ней источником сигналов служит не внешняя среда, а сама нервная система.

Эффекторная система делится на **соматическую** (управляющую мускулатурой тела) и **вегетативную** (управляющую деятельностью внутренних органов и кровеносных сосудов). Для понимания работы этих отделов кратко остановимся на предшествующих процессах их сенсорного обеспечения.

Активность эффекторной системы скелетной мускулатуры составляет основу наблюдаемого поведения. Движение связано с взаимодействием многих мозговых структур, основную роль среди которых у млекопитающих играют *спинной мозг*, *мозжечок, полосатое тело, ретикулярная формация* и *первичная моторная зона коры.* До сих пор неизвестно, в каком отделе мозга принимается решение начать произвольное движение (Николс Дж. [и др.], 2008).

Движением туловища и конечностей управляет *первичная моторная зона коры*, расположенная за лобными долями. Она тесно взаимосвязана с находящейся позади нее *соматосенсорной зоной*, которая получает сенсорную информацию от рецепторов кожи и проприорецепторов. Интересно, что, хотя области моторной коры двух полушарий связаны между собой через *мозолистое тело*, его перерезка не вызывает грубых нарушений в координации движений.

Расчет движений столь сложен, что у высших позвоночных огромных размеров достигает «вычислительный центр» мозга — *мозжечок. Мозжечок* координирует двигательную активность с другими видами активности мозга, обрабатывает всю поступающую в него сенсорную информацию. Кроме того, в *мозжечок* поступает информация из ассоциативных зон коры, которая анализируется и передается обратно в передний мозг в *первичную моторную зону* коры.

С регуляцией координации движений связаны также моторные центры базальных ядер (*хвостатое ядро, скорлупа, бледный шар*). Они обеспечивают отрицательную обратную связь с корой, ограничивая число выходящих двигательных команд. Нарушения в работе этих центров проявляются при *болезни Паркинсона* и *хорее Гентингтона*. В нисходящих путях важная роль принадлежит ретикулярной формации, с которой мы познакомимся далее.

Заключительным центром управления двигательной активностью является *спинной мозг,* в котором находятся мотонейроны. Его активность контролируется головным мозгом благодаря восходящим и нисходящим путям. Обе проводящие системы спинного мозга, как и сенсорная информация от всех органов чувств, проходят в кору через *таламус.*

Необходимо отметить постоянную коррекцию двигательных команд сенсорными потоками проприорецепторов. Так, *мышечное веретено* имеет собственный сократимый аппарат, реагирующий на состояние мышечного волокна, что обусловливает их особенно тесную взаимосвязь. Такая же взаимосвязь существует и с сухожильными *органами Гольджи.* В сложных координациях движений, таких как ходьба, наблюдается реципрокная активация мышц-антагонистов. Важную роль в этой координации приписывают пейсмекерам, обнаруженным среди интернейронов спинного мозга (Николс Дж. [и др.], 2008). Стереотипный характер многих движений убедительно указывает на их генетическую детерминацию.

Вегетативная нервная система, иннервирующая гладкую мускулатуру внутренних органов, сердце, кровеносные сосуды, железы, также оказывает огромное влияние на поведение. Она участвует во всех поведенческих актах, позволяя приспособить работу внутренних органов для выполнения главной в данный момент формы деятельности. В своей деятельности она ориентируется на информацию, полученную от многочисленных рецепторов внутренних органов — *интерорецепторов.*

В настоящее время вегетативная нервная система делится на три отдела.

Симпатическая нервная система функционально направлена на увеличение энергетического обмена в органах и тканях. Она называется «системой аварийных ситуаций», поскольку мобилизует наличные резервы организма путем интенсификации окислительных процессов и сердечных сокращений. Вегетативные ганглии симпатической нервной системы образуют два нервных ствола вдоль позвоночника.

Парасимпатическая нервная система функционально направлена на уменьшение энергетического обмена. Ее называют «системой отбоя». Парасимпатическая нервная система обеспечивает функционирование организма на базовом уровне и, вероятно, в процессе эволюции возникает первой. Ее вегетативные ганглии обычно локализованы недалеко от обслуживаемого органа.

Большинство внутренних органов снабжено нервами обоих типов. Как правило, они оказывают противоположное действие, а баланс активности двух систем контролируется и координируется *гипоталамусом.* Некоторые органы иннервируются только одним отделом вегетативной нервной системы. Показана специфичность медиаторов двух отделов (в симпатической нервной системе — *норадреналин,* в парасимпатической нервной системе — *ацетилхолин*), но встречаются исключения.

Энтеральная нервная система кишечника служит локальной структурой проведения возбуждения. Хотя ее работа независима от действия симпатической и парасимпатической нервной системы, но может изменяться под их влиянием. Механизм функционирования этой системы до сих пор во многом представляет загадку для нейрофизиологов.

9.4. Ассоциативные системы и интегративная деятельность мозга

Даже простой выбор из нескольких инстинктивных программ требует «инстанции», где сравниваются значения сигналов внешней и внутренней среды организма. Точность правильного выбора, определяющего поведение, имеет большое значение для благополучия вида. Поэтому в процессе эволюции позвоночных наблюдается тенденция усиления контроля поведения высшими мозговыми центрами. Ассоциативные системы, возникающие как «надстройки» над сенсорными и эффекторными системами, служат такими центрами.

Самая древняя из ассоциативных систем — *ретикулярная формация*. Она проходит через весь ствол головного мозга, включает в себя множество ядер и состоит из сильно ветвящихся нейронов. Каждая сенсорная система взаимодействует с *ретикулярной формацией*. Ей приписывают важную роль в регуляции афферентных потоков, поэтому активация работы одной сенсорной системы обычно сопровождается снижением активности другой. Нейроны *ретикулярной формации* имеют множественные выходы на моторные центры мозга, что позволяет ей проводить отбор эфферентной информации.

Ретикулярная формация является основной активирующей системой мозга, которая поддерживает в рабочем состоянии большинство нервных центров. Она участвует в регуляции активности коры во время сна, бодрствования, концентрации внимания. Между *ретикулярной формацией* и корой имеется двусторонняя связь, которая обеспечивает саморегуляцию деятельности нервной системы. С ее участием проходят как элементарные рефлексы, так и высшие когнитивные функции. Сама *ретикулярная формация* активируется под действием любых сенсорных раздражителей.

Важнейший принцип функциональной организации головного мозга — принцип иерархичности. С каждым новым этапом эволюции возникают новые функциональные центры, подчиняющие себе старые, которые, однако, сами не исчезают. Внедрение все большего числа интернейронов между афферентными путями и эффекторами приводит к увеличению числа ответов на данный сенсорный стимул, увеличивая разнообразие поведения. Вершину иерархии всегда занимают ассоциативные центры.

В процессе эволюции возникновение ассоциативных центров происходило на разной основе. У рыб и амфибий такую миссию выполняет *тектум* среднего мозга. Выбор инстинктивной программы поведения происходит на основе сравнения активности мозговых центров различных сенсорных систем. Настоящий ассоциативный центр на базе *тектума*, где решающую роль играет содержание сигнала, а не факт возбуждения, впервые появляется у рептилий (Савельев С. В., 2005). Следствием этого стала возросшая, по сравнению с амфибиями, способность рептилий к научению.

У птиц функцию высшего ассоциативного центра, как уже говорилось выше, выполняет *гиперстриатум*.

У млекопитающих наиболее высокий уровень среди интегративных систем демонстрируют ассоциативные зоны коры полушарий переднего мозга. Они возникают в результате прогрессирующей дифференциации и специализации коры в ходе эволюции.

Ассоциативные зоны взаимодействуют с первичными и вторичными зонами коры, куда, в свою очередь, поступает информация от рецепторов через подкор-

ковые центры. Таким образом, ассоциативные зоны через многочисленные «переключатели» связаны почти со всеми отделами мозга, что позволяет учитывать все факторы, необходимые для программирования поведения. Выделяют три главных мозговых «регулятора» в поведении млекопитающих.

Ассоциативная теменная зона коры — это «верхний этаж» обработки двигательной информации и окончательного формирования пространственного зрения. Здесь сенсорная информация проприорецепторов интегрируется с информацией вестибулярной и зрительной систем, на основе чего инициируется специфическое движение. Правда, как уже говорилось выше, многие моменты этой инициации пока непонятны.

Нижневисочная ассоциативная зона ответственна за предметное зрение, за узнавание объектов, их распределение по категориям. Эта область играет важную роль в реализации зрительной памяти. Возможно, именно в ней при определенных изменениях формируются зрительные галлюцинации.

Особое место среди ассоциативных зон млекопитающих занимают *лобные доли*, поскольку им приписывают программирование и контроль наиболее сложных форм поведения. *Лобные доли* мозга явно выделяются только у приматов, но, возможно, именно они определяют уровень развития когнитивных способностей млекопитающих. У человека *лобные доли* занимают более 20 % коры больших полушарий. Некоторые авторы считают, что именно их развитие сыграло решающую роль в антропогенезе и становлении цивилизации (Голдберг Э., 2003).

Информация, идущая от рецепторов, могла бы быстро исчерпать информационные резервы мозга, поэтому в процессе эволюции возникли специальные механизмы ограничения избыточности информации. Поскольку новая информация, как правило, более важна для организмов, чем привычная, она в первую очередь и поступает в мозг. Диагностическая значимость определяется в ходе анализа ассоциативной системой мозга поступающей информации и формирования доминирующей мотивации. Однако нейрофизиологические механизмы «верхних этажей» обработки сенсорной информации во многом остаются таинственными.

Как уже говорилось выше, одним из основных регуляторов мотивационной деятельности являются эмоции. Эмоции нельзя строго приурочить к определенным мозговым структурам. Еще в начале 1930-х гг. американские физиологи У. Кеннон (1871—1945), П. Бард (1898—1977), У. Папец (1893—1958) показали, что эмоции — это результат активации многих областей мозга. Эти области сходны у большинства млекопитающих и составляют лимбическую систему, которую также можно рассматривать как одну из интегративных систем мозга.

9.5. Лимбическая система

Лимбическая система мозга включает в себя несколько структур: *гиппокамп, миндалину, поясную извилину, перегородку, некоторые ядра таламуса и гипоталамуса.* Ее название было предложено в 1952 г. одним из ведущих специалистов, американским нейрофизиологом П. Мак-Лином (1913—2007). Помимо регуляции эмоциональной сферы, лимбическая система участвует в управлении вегетативными функциями, инстинктивным поведением, оказывает влияние на смену фаз сон — бодрствование, тесно связана с процессами научения и памяти.

Она не имеет четких границ, пересекаясь с другими системами мозга, тесно взаимодействуя с различными участками коры.

Наиболее четко показана роль в эмоциональном поведении *гипоталамуса* и *поясной извилины. Гиппокамп* играет ключевую роль в механизмах памяти. *Миндалина* (*амигдала*) соединяет информационные потоки *зрительной*, *слуховой* и *соматосенсорной* зон коры. Ее роль наглядно проявляется в реакциях страха, агрессии, отвращения, материнского поведения. Поскольку многие нервные пути, как восходящие (от органов чувств до коры), так и нисходящие (от коры до эффекторов), проходят через одну или несколько структур лимбической системы, то понятно, почему наше взаимодействие с внешней средой всегда имеет ту или иную эмоциональную окраску. Согласно взглядам У. Кеннона, эмоциональные и физиологические реакции возникают в организме одновременно.

Следует отметить, что многочисленные исследования лимбической системы часто приводили к противоречивым результатам относительно функциональной роли ее структур. Каждая структура лимбической системы играет свою специфическую роль и имеет широкий диапазон проявлений. Так, в регуляции цикла сна и бодрствования принимают участие разные структуры мозга, а не только лимбическая система. Это же относится к фазам быстрого и медленного сна. Их циклическое чередование у человека происходит 4—6 раз за ночь. Такое же чередование, но с разной частотой, отмечено у других млекопитающих и птиц, причем возникновение этой картины сна произошло в эволюции данных классов независимо.

Возможно, активность лимбической системы является нейробиологической основой сновидений (рис. 9.3). Первоначально считали, что сновидения возможны только в период быстрого сна, но сейчас допускают их появление и во время медленного сна. Интересно, что сон новорожденного, который спит 22—23 ч в сутки, почти полностью состоит из быстрого сна. Какие сновидения он видит?



Рис. 9.3. Возможно, нейробиологической основой сновидений является активность лимбической системы

Лимбическая система тесно взаимодействует с ретикулярной формацией, некоторые структуры которой также связаны с эмоциями. *Голубое пятно* представлено нейронами, выделяющими медиатор *норадреналин*. Недостаток норадреналина приводит к депрессии, а при его избытке возникают тяжелые стрессовые состояния. *Черная субстанция* представлена нейронами, выделяющими медиатор *дофамин*, роль которого была рассмотрена выше.

Отдельно следует остановиться на функции *орбитофронтальной коры*, находящейся в основании лобных долей *неокортекса*. Прямыми и непрямыми путями *орбитофронтальная кора* соединяет лобные доли со структурами лимбической системы. Ее связь с агрессивным неконтролируемым поведением послужила причиной широкого внедрения нейрохирургической операции — лоботомии. За ее разработку португальский ученый Э. Мониш (1874—1955) был удостоен Нобелевской премии 1949 г. Однако, как это обычно бывает, более глубокое изучение какого-либо явления приводит к разочарованию, обнаруживая многочисленные побочные эффекты. Очень скоро подобные операции были запрещены.

Важной вехой в понимании функциональной роли лимбической системы стали исследования испанского нейрофизиолога Х. Дельгадо (р. 1915). Его эксперименты с вживленными в мозг электродами вызвали шумный резонанс в прессе, рассматривались как начало широкомасштабного «производства» людей-роботов. В исследованиях Х. Дельгадо на животных весьма интересен эффект воздействия электродов на различные части лимбической системы. Это воздействие во многом зависело от социального статуса животного, который иногда предопределял диаметрально противоположные ответные реакции.

9.6. Функциональная асимметрия мозга и нейрофизиология речи

После фундаментальных работ выдающегося нейрофизиолога Р. Сперри (1913—1994) понятие функциональных различий полушарий человеческого мозга стало общепринятым (Sperry R., 1969). Функциональная асимметрия между двумя полушариями нашего мозга проявляется в различных аспектах. Левое полушарие обрабатывает информацию, поступающую в мозг, последовательно, а правое — одновременно и целостно. Левое полушарие «специализируется» на реализации лингвистических способностей и логического мышления, а правое — на восприятии зрительных образов, звуков, узнавании лиц.

Американский нейропсихолог Э. Голдберг рассматривает левое полушарие как приспособленное для «работы» с рутинными процессами, а правое — с новыми ситуациями (Голдберг Э., 2003). Одновременно с функциональной показаны анатомическая и биохимическая асимметрии мозга. Сенсорная асимметрия демонстрирует функциональное неравенство парных органов чувств, например, роль правого и левого глаза в бинокулярном зрении различна (Николаева Е. И., 2003). Поскольку функция речи у человека локализована в левом полушарии, первоначально его считали доминирующим (Jackson J., 1958). В последующие годы эта концепция была пересмотрена: каждое полушарие выполняет свои важные функции. Однако природа речи (одного из важнейших факторов антропогенеза) привлекает особое внимание ученых, поэтому на ней стоит остановиться отдельно.

В филогенезе формирование системы речи неразрывно связано со слуховой сенсорной системой. Сама слуховая сенсорная система, как уже говорилось выше, первоначально возникает в эволюции для поддержания равновесия, а затем приобретает способность воспринимать звуки. Достигнув высочайшей чувствительности, она послужила у человека основой возникновения речи.

Анатомические структуры, связанные с речью, у человека обычно располагаются в левом полушарии, что является одним из важных показателей функциональной асимметрии его мозга. Хотя в процессы реализации речи вовлечены многие структуры обоих полушарий, наиболее важными речевыми областями являются *поле Брока* и *поле Вернике*. Эти названия даны в честь французского антрополога П. Брока (1824—1880) и немецкого врача К. Вернике (1848—1905), которые показали связь нарушения речи и повреждений в соответствующих областях.

Нейрофизиологические механизмы речи весьма сложны. В *поле Вернике* направляются из *первичной слуховой коры* звуки речи. Повреждение этой области влияет на способность человека воспринимать звуки как лингвистически значимые. Это же относится и к написанию слов, зрительные стимулы которых направляются в *поле Вернике* из *первичной зрительной коры. Поле Брока* играет ключевую роль в процессе артикуляции. С *полем Вернике* оно соединено *аркуатным пучком*. Перерезка *аркуатного пучка* блокирует повторение услышанного или прочитанного слова. Исходя из разных механизмов, в современной нейрофизиологии выделяют **экспрессивную** речь (кодирование мысли в слова) и **импрессивную** речь (декодирование речевого высказывания и выделение его мысли).

Рассматривая тему анатомической локализации речевых функций мозга, следует отметить, что полушария различаются не разделением функций, а скорее степенью их выраженности. Правое полушарие способно также воспринимать простую речь, но левое в большей степени воспринимает целостную картину (Смит К., 2005). Исследования становления речи у детей показали, что первоначально обработка информации осуществляется обоими полушариями. Функциональная асимметрия речевой функции формируется постепенно, путем специализаций на определенных процессах.

Речь человека остается одной из удивительных загадок. Эта уникальная особенность не зависит от объема мозга. При такой редкой генетической патологии как *микроцефалическая карликовость* рост взрослого человека составляет всего около 60 см, а мозг — меньше мозга шимпанзе. Но, несмотря на это, карлики пользуются речью (Грегори Р. Л., 2003). Вероятно, для наличия речи большее значение имеют не размеры мозга, а особенности его структуры. В вопросе возникновения речи у человека и ее эволюции еще много неясного, поэтому этот вопрос активно обсуждается в науке.

Долгое время наличие речи служило веским фактором качественных отличий психики человека и животных. Как мы увидим далее, животные также способны усваивать язык. Более того, была показана независимость развития мышления и речи у человека до двух лет. Этот важный в теоретическом плане феномен был отмечен еще Л. С. Выгодским (1896—1934) и подтвержден последующими наблюдениями (Выгодский Л. С., 1996). Один из крупнейших лингвистов современности, американский ученый Н. Хомский (р. 1928) подчеркивал: «*...уровень неосознаваемой систематизирующей деятельности мозга не связан с уровнем разумной (логической) деятельности*» (Chomsky N., 1980). Это позволяет даже при наличии значительной умственной отсталости довольно правиль-

но использовать язык. В свою очередь, мышление может осуществляться без языка. Таким образом, возникновение языка ***не является*** закономерным этапом эволюции когнитивных способностей.

В настоящее время распространено мнение, что языком наших предков был язык мимики и жестов, аналогичный языку глухонемых. Только потом звуки, сопровождающие жестикуляцию и выражающие эмоции, стали носителями информации.

Н. Хомский, будучи одним из самых «непримиримых» противников версии наличия языка у животных, тем не менее еще в 1957 г. выдвинул теорию о биологической основе фундаментальных принципов языка человека. Филогенетически способность к языку, по мнению Н. Хомского, возникает неожиданно, когда какая-либо мутация сразу совмещает ряд других особенностей, развившихся ранее. Поэтому все человеческие языки имеют единую структуру. Версия завершающей роли мутации находит поддержку и у других авторов (Ридли М., 2008).

Обучение речи — это именно включение генетической программы, реализация врожденного свойства формирования связей между наследственными структурами. Человек рождается генетически подготовленным к речи, как многие животные рождаются подготовленными к своей системе коммуникации. Причем дети рождаются не просто со способностями научиться языкам, а имеют также врожденную универсальную грамматику, состоящую из множества грамматических правил, которым не надо учиться. Эти правила управляют овладением конкретной грамматикой специфического лингвистического окружения ребенка в определенный критический период его жизни. Слуховая система чрезвычайно чувствительна к тонкостям артикуляции, восприятие которых также имеет свои критические периоды. Пропуск критического периода в детстве невозможно компенсировать в дальнейшем (Chomsky N., 1972).

Теория Н. Хомского, первоначально встреченная негодованием гуманитариев, в последующем приобрела много сторонников. Эта теория имеет и критиков. Однако последние исследования этологов дают все новые доказательства врожденного категориального восприятия звуков у животных, поэтому сейчас практически нет сомнений в генетической «подготовленности» человека к речи. Заполнение такой готовности конкретным лингвистическим содержанием очень похоже на формирование в онтогенезе любой сенсорной системы, например зрительной (Смит К., 2005). Оно приходится даже на пренатальный период, где показана роль голоса матери для развития ребенка. Этот факт лишний раз указывает на пагубность «методики» суррогатных матерей.

С развитием центра речи, вероятно, связано происхождение леворукости или праворукости. Формирование центра в левом полушарии ведет к преобладанию праворукости. Кроме того, в настоящее время обнаружены гены, экспрессия которых во внутриутробном периоде в разных полушариях не одинакова. Возможно, асимметричная экспрессия генов является основной причиной функциональной асимметричности мозга.

Анализ взаимосвязи различных аспектов функциональной асимметрии мозга и выдающихся способностей издавна привлекал ученых. Рассматривались всевозможные варианты образования нестандартных межнейронных контактов при формировании мозга. Недавно была выдвинута новая гипотеза наличия в левой височной доле «центра подавления гениальности». Отключение указанного центра и является основной причиной выдающихся способностей. Правда, такое отключение обычно сопровождается различными патологиями (Мосевицкий М. И.,

2008). Данная гипотеза возвращается к старой версии, что «каждый человек — гений», и к не менее старой догадке о взаимосвязи гениальности и патологии.

Функциональная асимметрия не является прерогативой человеческого мозга, как предполагалось ранее. В настоящее время она показана для многих групп млекопитающих и птиц. Ее можно рассматривать как прогрессивное эволюционное явление: обычно животные с более выраженной асимметрией демонстрируют более высокие показатели в обучении. Но функциональная асимметрия в ряде исследований четко показана даже у таких животных, как цыплята (Роуз С., 1995). Это ставит новые вопросы в исследовании мозга, где постоянно рождаются новые проблемы. Одной из самых старых проблем нейрофизиологии является проблема восприятия, которая имеет также философское и общеметодологическое значение.

9.7. Проблема восприятия

Человеку даже трудно представить, сколь отличается восприятие внешнего мира у разных животных. Различия в сенсорной информации столь велики, что можно сказать, что мы с другими организмами живем в разных мирах. Поэтому сенсорная физиология, пожалуй, в наибольшей степени связана с философскими вопросами биологии. Она приобретает все большее общетеоретическое значение и в науках о человеке, поскольку проблема, как мы познаем окружающий мир, с древних времен остается главной темой философских дискуссий.

Из ранних научных работ заметный след оставили разработки немецкого ученого Я. фон Юкскюля (1864—1944), которые во многом способствовали появлению этологии. Хотя представления Я. фон Юкскюля о специфичности действия различных стимулов послужили основой концепции релизеров, наиболее широкую известность он приобрел благодаря своей теории разных «сенсорных миров» (Uexkull J. von, 1934). Для обозначения специфического восприятия каждого организма, его «сенсорного мира», Я. фон Юкскюль ввел термин «Umwelt».

Проблема различий в восприятии внешнего мира у животных и человека рассматривается в знаменитой философской работе Т. Нагеля «Что значит быть летучей мышью» (Nagel T., 1974). Название статьи стало нарицательным в последующих рассуждениях других авторов (рис. 9.4).



Рис. 9.4. «Что значит быть летучей мышью?»

В психологии **перцепция** (восприятие) рассматривается как процесс обработки сенсорной информации, в результате которого формируется целостный образ. Несмотря на отмеченное выше различие в восприятии внешнего мира у разных животных, в ходе передачи сенсорной информации можно наблюдать универсальную последовательность: кодирование информации — детектирование сигналов — опознание образов.

Любое кодирование — это установление соответствия между параметрами. В сенсорных системах используется двоичный код при помощи электрического импульса, по принципу «есть — нет». Таким простым методом можно кодировать большие объемы информации благодаря синхронности действий импульсов возбужденных нейронов и изменению их числа.

Детектирование сигналов осуществляют нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные параметры стимулов (Хьюбел Д., 1990). Степень генетической детерминации детекторных свойств у разных детекторов разная: одни практически полностью сформированы при рождении, другие формируются в онтогенезе. Элементарные детекторы выявляют отдельные признаки, после чего эта информация синтезируется и вновь анализируется на более высоком уровне нейронных ансамблей. Способность сенсорных систем выделять специфические характеристики сигналов представляет, пожалуй, наибольший интерес. Была выдвинута гипотеза наличия специальных *пантификальных* нейронов, дифференцирующих специфичности образов, получивших шуточное название «*нейроны распознавания лица бабушки*» (Смит К., 2005). Однако в этом явлении еще много неясного.

Опознание образов — это конечная и наиболее сложная операция. Путем анализа и синтеза сигналов от нейронов-детекторов производится сравнение образа с образами, хранящимися в памяти. Затем происходит принятие решения, что и составляет сущность восприятия. Что видим? Чье лицо? Что слышим? Какой запах чувствуем? Человек способен опознавать образы независимо от изменчивости сигналов: знакомое лицо — при различной освещенности, знакомую мелодию — при различной громкости. В этой деятельности активное участие принимают не только первичные зоны коры конкретной сенсорной системы, но и интегративные системы мозга.

Провести четкую границу между «работой» сенсорных и интегративных систем в ходе восприятия вряд ли удастся, поскольку функционирование нервной системы всегда представляет собой целостный процесс. Именно поэтому традиционное разграничение процессов восприятия и ощущений (при которых отсутствует целостное представление) в настоящее время не находит поддержки у многих психологов. Их действительно трудно отделить друг от друга. Активную позицию против деления «психических процессов» занимает петербургский психолог В. М. Аллахвердов. С его мнением можно согласиться. В истории науки мы всегда наблюдаем, что дробление неизвестного понятия на составляющие ничего не прибавляет в его понимании. Неопределенность фундаментального понятия «психика» пока не позволяет создать адекватную классификацию ее составляющих (если они есть).

Даже между понятиями «восприятие» и «мышление» не просто провести границу, поскольку на уровне перцепции проходит процесс переработки информации для адекватного выбора. Наглядным примером служит феномен «фигуры и фона» при зрительном восприятии. Широко известны в психологии примеры «перевертывания» картинок: «ваза — лица», «девушка — старуха» и многие

другие. Они показывают, что интерпретация сенсорных данных всегда предусматривает выбор.

Английский психолог Р. Л. Грегори считает способность к выбору важнейшим свойством перцепции, причем обращает внимание, что выбор явно ориентирован на привычные образы. Это затрудняет восприятие «необычных» предметов, мешает воспринимать явления, слишком противоречащие привычному (Грегори Р. Л., 2003). Поэтому в восприятии так много парадоксов, искажений, неопределенностей. Наблюдения в психопатологии богаты интереснейшими примерами необычного восприятия человека.

Важный раздел составляют исследования сенсорных **иллюзий**, которые представляют особый интерес в плане понимания природы мозга. Именно нарушения в работе мозга, а не органов чувств, считаются основной причиной этого феномена. Однако, несмотря на успехи нейробиологии, мы еще слишком мало знаем о функционировании нервной системы. Так, давно известный феномен фантомной боли, когда болит какой-то конкретный участок ампутированной конечности, до конца не объяснен. Что означают эти болевые ощущения? Известный английский невролог О. Сакс приводит многочисленные примеры, трудно объяснимые с точки зрения классической науки (Сакс О., 2010).

Возможно, разгадка иллюзий лежит в интерпретации знаменитых экспериментов У. Пенфилда. Электростимуляция определенных зон мозга вызывала четкие образы, природа которых так и осталась нераскрыта. Чем они являются: воспоминаниями, хранящимися в памяти, галлюцинациями, спровоцированными воздействием, фантазиями... К этому эксперименту мы еще вернемся в дальнейшем.

Интересно отметить, что разные участки коры мозга цитологически не различаются, а информация всех сенсорных систем живых организмов трансформируется в идентичные сигналы нервных импульсов. Но если хирургическим путем направить слуховые волокна в зрительную зону, а зрительные волокна — в слуховую, то слуховые образы мы должны видеть, а зрительные — слышать. Эта гипотеза, в случае ее подтверждения, может иметь огромное философское и методологическое значение (Смит К., 2005).

А сейчас рассмотрим не менее острую тему в истории науки — проблему умственных способностей животных. Ведущее направление в этом русле — когнитивная этология.



ГЛАВА 10

КОГНИТИВНАЯ ЭТОЛОГИЯ

Корни умственного развития
надо искать в биологии.

Ж. Пиаже (1896—1980),
швейцарский психолог

Когнитивная этология сформировалась в 1970-х гг. как наука о коммуникации животных в естественной среде. В настоящее время она охватывает изучение всех когнитивных процессов у животных. Сами когнитивные процессы теперь не рассматриваются как прерогатива человека. Исследования в этой области с каждым годом расширяются, давая множество интересных, порой неожиданных фактов.

Когнитивная этология — молодая наука, но она имеет длинную предысторию.

10.1. Становление взглядов на проблему когнитивных способностей животных

Первые систематизированные данные по исследованию когнитивных способностей животных получил английский ученый, ученик Ч. Дарвина Дж. Романес (1848—1894). В 1883 г. выходит его книга «Интеллект животных». Эту дату можно считать условной датой рождения сравнительной психологии. Однако выводы, которые делал Дж. Романес, не отличались научной строгостью и большей частью носили умозрительный характер.

Первым ученым, который выдвинул научно обоснованную версию наличия мышления у животных, был немецкий психолог В. Кёлер (1887—1967). В результате своих экспериментов В. Кёлер показал, что *шимпанзе* (*Pan troglodyles*) способны решать задачи не только методом «проб и ошибок», но и благодаря когнитивным процессам, которые он назвал термином «инсайт» (озарение). Несмотря на отсутствие четкого определения, термин стал весьма популярен и до сих пор сохранился в психологии. Более того, иногда именно инсайт и считают основным критерием мышления. Свои исследования В. Кёлер обобщил в книге «Исследования интеллекта человекообразных обезьян», изданной в Германии в 1924 г.

В ходе дальнейших работ все большее число ученых становились приверженцами концепции наличия мышления у животных. Хотя стоит отметить, что такая тенденция встречала и возрастающее сопротивление в среде гуманитариев, причиной которого была давняя антропоцентрическая традиция в науке.

Одной из самых ярких личностей в области сравнительной психологии был американский ученый Р. Йеркс (1876—1956). Он стал изучать не только шим-

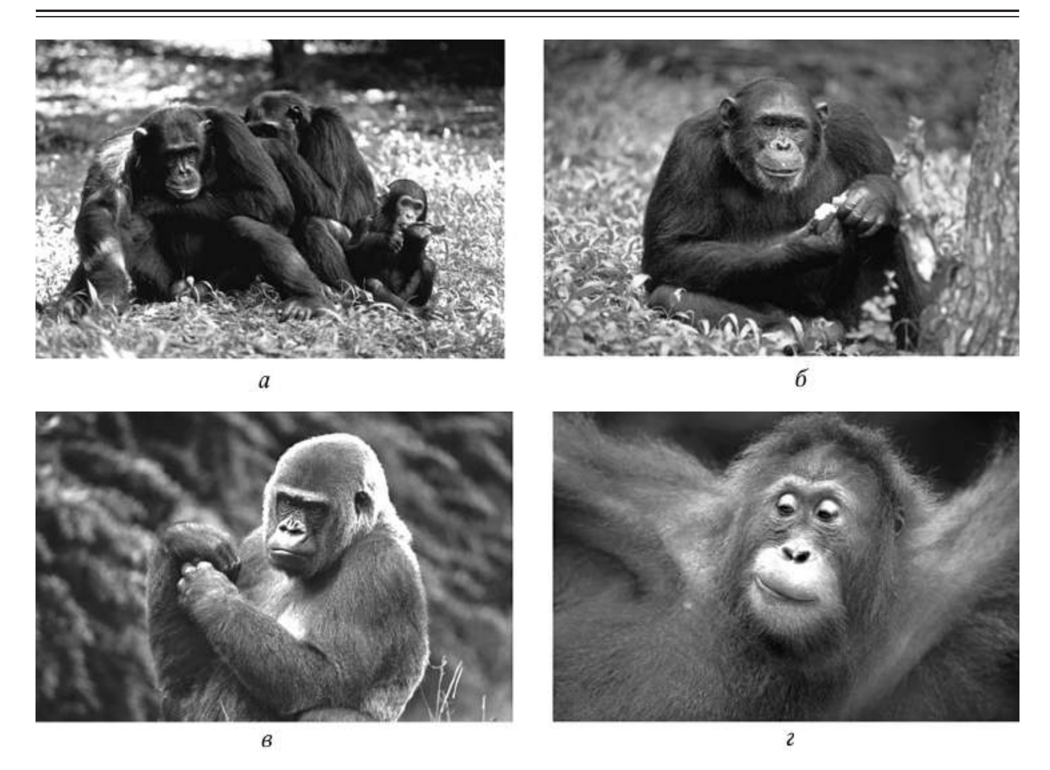


Рис. 10.1. Антропоиды:
а — шимпанзе; *б* — бонобо; *в* — горилла; *г* — орангутан

панзе, но и других антропоидов (рис. 10.1), поэтому его по праву можно считать основателем приматологии как науки. В своих многочисленных работах Р. Йеркс пришел к выводу о принципиальной близости мышления человека и человекообразных обезьян. Наибольший резонанс имела его работа «Почти человек», изданная в 1925 г.

Взгляды Р. Йеркса были во многом созвучны принципам этологии, поэтому работы этологов он встретил с энтузиазмом, а К. Лоренца Р. Йеркс называл «самым уникальным естествоиспытателем». По иронии судьбы, человек, имя которого занесено во все учебники психологии, сам себя психологом не считал, а называл «психобиологом».

В 1930 г. стараниями Р. Йеркса в штате Флорида была открыта станция, а затем лаборатория по изучению приматов. В 1965 г. лаборатория была перебазирована в Атланту и стала крупнейшим в мире центром приматологии, существующим до сих пор и носящим имя Р. Йеркса как основателя.

Другой выдающийся американский ученый К. Лешли (1890—1958) сменил Р. Йеркса на посту директора лаборатории по изучению приматов в 1942 г. Именно при нем лаборатория стала действительно мировым центром, где начинали работать будущие светила науки — Д. Хебб, К. Прибрам, Р. Сперри. Неоспоримы заслуги К. Лешли в области нейрофизиологии — именно он положил начало развитию физиологии памяти. Но наибольшее влияние на мир науки оказали его острые критические статьи. К. Лешли профессионально критиковал

идеализм, парапсихологию, теорию И. П. Павлова, бихевиоризм, приверженцем которого был вначале сам. В период безграничного господства бихевиоризма в США он стойко отбивал нападки на этологию, неоднократно приглашал крупнейших этологов в свой центр. По поводу мышления животных К. Лешли принадлежат слова: «*Разница между крысой и человеком заключается лишь в степени, но не в типе*».

В рамках бихевиорального подхода наибольший вклад в исследования когнитивных способностей животных внес американский психолог Э. Толмен (1886—1959). Его концепция, получившая название когнитивного бихевиоризма, была изложена в книге «Целенаправленное поведение человека и животных», изданной в 1932 г.

Э. Толмен считал, что любое поведение направлено на достижение определенной цели. На вопрос, не является ли это допущением наличия сознания у животных, он отвечал, что для него «*нет разницы, обладает организм сознанием или нет. Переживания сознания, связанные с целенаправленным поведением, если даже они и имеют место, не оказывают никакого влияния на поведенческие реакции организма*». Это очень глубокая мысль, которая согласуется с современными взглядами на роль сознания в поведении.

Теоретические подходы Э. Толмена, которые оставили заметный след во многих современных исследованиях когнитивных процессов, мы рассмотрим в следующей главе.

Иногда дату рождения когнитивной этологии связывают с выходом книги американского зоолога и биофизика Д. Гриффина (1915—2003) «Проблема сознания животных» в 1976 г. (Griffin D., 1976). Д. Гриффин активно отстаивал версию намеренных и спланированных действий в коммуникации животных, когда другие видели в ней только систему ритуалов. Весьма интересовала его проблема «внутренних миров» животных. Многие авторы считают Д. Гриффина «отцом» когнитивной этологии (Бекофф М., 2010). Весомый вклад внес этот ученый и в сенсорную физиологию, являясь, по сути дела, основателем направления сенсорной биофизики.

Важное место в разработке проблемы мышления животных занимают работы американских ученых Р. Бирна и Д. Примэка (Byrne R., 1998; Premack D., 1983).

Из российских исследователей роль «первопроходца» в изучении мышления приматов принадлежит Н. Н. Ладыгиной-Котс (1889—1963), которая первая отважилась на эксперимент с «домашним» воспитанием шимпанзе. Широкую известность приобрела ее книга «Дитя шимпанзе и дитя человека», где она сравнивает развитие своего воспитанника *шимпанзе* Иони с развитием собственного ребенка (Ладыгина-Котс Н. Н., 1935). Хотя в своих работах Н. Н. Ладыгина-Котс высоко оценивала умственные способности обезьян, она постоянно подчеркивала их качественное отличие от способностей человека. Впрочем, в этом вопросе нельзя не учитывать влияния идеологического фактора эпохи того времени.

Мышление животных стало центральной темой исследований советского физиолога Л. В. Крушинского (1911—1984). Именно ему принадлежит термин «элементарная рассудочная деятельность» для разграничения мышления животных и мышления человека, хотя такое деление было у него скорее терминологическое. В западной литературе обычно используются термины «animal thinking» и «animal cognition». Основанная Л. В. Крушинским лаборатория физиологии и генетики поведения биологического факультета МГУ стала одним из ведущих научных центров нашей страны.

10.2. Методологические проблемы исследований психики животных

Классические исследования В. Кёлера и Р. Йеркса явились основополагающими в изучении мыслительных способностей животных. В их экспериментах обезьяны успешно использовали орудия для достижения своей цели. Они применяли палки, чтобы достать лакомства, и соединяли их, если это было необходимо. Они извлекали приманку из трубы и даже изготавливали для этого орудия, проявляя завидную изобретательность.

Первоначально наибольшую известность приобрели опыты В. Кёлера по построению пирамид из ящиков. С этой задачей *шимпанзе* успешно справились, хотя ее условия постоянно усложнялись. Иногда несколько *шимпанзе* вместе решали такую задачу, хотя при этом они обычно больше мешали друг другу. Даже в случае неадекватных действий *шимпанзе* анализировали неудачу и оказались способными делать правильные выводы. Именно во время этих наблюдений у В. Кёлера и родился термин «инсайт».

И. П. Павлов выступил с резкой критикой выводов о способности обезьян к мышлению, поскольку они не вязались с его концепцией ВНД. Для опровержения этих выводов он решил повторить опыты В. Кёлера в Колтушах. Специально для этого в 1933 г. были приобретены *шимпанзе:* самка Роза и самец Рафаэль. Однако результат экспериментов оказался прямо противоположным: обезьяны «переубедили» И. П. Павлова, заставили его изменить взгляды, поверить в наличие у них сложных когнитивных способностей. Особенно впечатляющим получился эксперимент «тушение огня», в котором для достижения приманки обезьянам надо было вначале потушить преграждающий огонь, используя различные предметы.

Однако ученики И. П. Павлова оказались «правее» учителя. Все более усложняя этот эксперимент для перепроверки, они акцентировали внимание на неудачах животных, чтобы подчеркнуть отсутствие у них понимания задачи. Действия *шимпанзе* они объясняли ориентировочно-исследовательской активностью и закреплением случайного успеха по принципу условного рефлекса.

После смерти И. П. Павлова эксперимент продолжили. Вначале обезьянам давали продырявленную кружку. Несмотря на то что вода вытекала, они не понимали, в чем проблема. Затем действие перенесли на платформу на озере. К баку с водой от платформы тянулся шаткий плот, но обезьяны предпочитали брать воду из бака, а не прямо из озера. Эти наблюдения, по мнению организаторов, должны были «окончательно» убедить всех сомневающихся в неспособности *шимпанзе* к мышлению.

История с «тушением огня» на этом не закончилась. В 1970-е гг. российский приматолог Л. А. Фирсов (1920—2006) решил еще раз проанализировать результаты опытов И. П. Павлова и его сотрудников. «Промахи» обезьян получили у него логичное объяснение. Так, обезьяны успешно использовали кружку для переноса воды в первой серии опытов, но «не уловили» непригодность дырявой кружки во второй серии. Именно первоначальным успехом и объясняет Л. А. Фирсов последующие неудачи: *обезьяны — «рабы стереотипов»*. Предпочтение *шимпанзе* забора воды для тушения огня из бака через длинный и шаткий плот на озере, хотя вода была у них под ногами, тоже нельзя осуждать с человеческой «колокольни». Обезьяны боятся воды, поэтому не будем за них решать,

какой вариант им представлялся легче. Кроме того, всегда надо учитывать широкий размах индивидуальных особенностей антропоидов, исключительно высокоорганизованных существ.

Л. А. Фирсов много сделал для развития приматологии в нашей стране. По его инициативе был проведен крупномасштабный эксперимент: жизнь *шимпанзе* в естественных условиях средней полосы России, в Псковской области. Результаты наблюдений легли в основу замечательного фильма «Обезьяний остров». Л. А. Фирсов был убежденным сторонником версии высоких умственных способностей *шимпанзе*. Хотя он всю жизнь проработал с этими животными, один случай особенно сильно поразил его. Две самки (Леда и Нева) украли ключи со стола, открыли ими замок и оказались на свободе. Чтобы достать ключи, им понадобилось вначале отломать кусок столешницы, с его помощью дотянуться и оторвать занавеску и уже с ее помощью «заарканить» ключи... Секрет раскрыли только после повторного создания ситуации и скрытого наблюдения. Такой случай может служить наглядной иллюстрацией инсайта.

Долгий период конфронтации сторонников и противников версии наличия мышления у животных породил особо строгие методические принципы. Они восходят к давней истории.

В начале XX в. мир был взбудоражен сообщениями о необыкновенных способностях рысака по кличке Ганс, жившего в Берлине. Он стал известен и чрезвычайно популярен во всех странах. Чудо-рысаку посвящали книги, статьи, песни, его имя использовали в рекламе. Хозяин Ганса, барон В. фон Остен, искренне верил в высокие умственные способности лошадей и поставил своей целью доказать сходство мыслительных процессов у человека и животных. За несколько лет упорной работы Ганс научился считать, оперируя простыми и десятичными дробями, составлять слова и предложения, читать, указывать время, вести беседу. Свои ответы он выстукивал копытом, указывая на нужную букву или цифру. Ганс справлялся даже с такими сложными вопросами, как «сколько углов у круга». Его мастерство не пропадало, если хозяина заменяли другим экспериментатором. Авторитетные комиссии специалистов делали заключение, что никакого обмана они не обнаружили. Обмана действительно не было. Фон Остен не получал от выступлений Ганса финансовой выгоды. Единственное, что он хотел доказать, — это разумность своего ученика.

Загадку умного Ганса разрешил студент-психолог О. Фунгст, показав, что Ганс реагирует на малейшие непроизвольные (идеомоторные) движения экспериментатора. Он также доказал, что любой человек (даже тот, кто никогда ранее не видел этой лошади) при общении делает примерно одинаковые, еле уловимые движения. Таким образом, несмотря на успехи Ганса, ему было «отказано» в наличии умственных способностей.

Эффект «разоблачения» оказал сильнейшее влияние на всю последующую историю зоопсихологии. Феномен «умного Ганса» стал дамокловым мечом исследователей поведения и психики животных. Эйфория успеха «разоблачения» была столь велика, что она автоматически закрыла все вопросы, связанные с этой историей. На чем базируется уникальная способность животного улавливать микродвижения и направленность на такую активность, требующая высочайшей концентрации внимания?

О. Сакс приводит интереснейший пример с больными афазией (утрата способности вербального общения), которые понимают смысл сказанного на основе невербальных сигналов. Более того, не понимая смысла конкретных слов,

они могут понять скрытый смысл речи, ее искренность или лживость даже лучше других (Сакс О., 2010).

«Умный Ганс» правильно отвечал на вопросы, даже если экспериментатора прятали за перегородку. Объяснение этому феномену дали такое: *«улавливает какие-то, только ему понятные сигналы»*. Ответ звучит не очень научно, но другого так и не было дано...

Для изучения мышления животных в дальнейшем было разработано множество специальных методик и методических подходов. Все они базируются на том принципе, что если животное без обучения, без стадии проб и ошибок «изобретает» свой способ достижения цели (обычно приманки), то этот факт можно рассматривать как наличие у него мыслительных способностей. Выделяют несколько групп экспериментов, посвященных раскрытию этого вопроса. Они подробно описаны в специальных руководствах, но «показательность» всех подходов остается предметом споров. Выбор методики и интерпретация результатов во многом зависят от личных симпатий автора. Мы ограничимся лишь общим анализом полученных результатов, имеющих общетеоретическое значение.

10.3. Анализ когнитивных способностей животных

Широко распространенным тестом сравнительных исследований на наличие когнитивных способностей у животных является тест на **экстраполяцию.** Под экстраполяцией можно понимать способность животных выносить проявления наблюдаемого явления за пределы места наблюдения. Этот термин впервые был применен в 1955 г. английским исследователем Г. Метьюсом для объяснения ориентации голубей (Mathews G., 1955). Методику изучения способности животных к экстраполяции разработал Л. В. Крушинский.

Другим методом, выявляющим когнитивные способности животных, является метод формирования установки на обучение, разработанный известным американским физиологом Г. Харлоу (Harlow H., 1971). **Установка на обучение** выражается явлением уменьшения числа ошибок при каждом новом значении стимула и наблюдается даже у животных с относительно примитивным мозгом. Сравнительные исследования животных разных систематических групп показали, что скорость формирования установки на обучение (как животное «учится учиться») коррелирует с уровнем развития мозга, по крайней мере, в средних для отрядов показателях (Mackintosh N., 2000).

Более высокий уровень когнитивных способностей у животных выявляют исследования явлений абстрагирования и символизации.

Абстрагирование — это выделение общих свойств, объединяющих предметы или явления, и независимость сформированного обобщения от второстепенных несущественных признаков.

При изучении абстрагирования наиболее часто применяется *тест на перенос*, который выявляет способность узнавать признак при изменении его параметров. Результат считают достигнутым, если животное дает не менее 80 % правильных ответов с первого предъявления. Можно считать, что в этом случае сформировалось общее, а не частное представление. В зависимости от уровня когнитивных способностей животных требуется от 10 до 1000 повторений.

Самым высоким уровнем абстрагирования, который, вероятно, присущ лишь немногим представителям животного мира, считается способность к фор-

мированию понятия (*concept formation*). Такой уровень подразумевает перенос обобщений на стимулы разных категорий (цвет, форма, размер) и модальностей (зрительные, звуковые).

Завышенную оценку способности к абстрагированию может спровоцировать не совсем понятный феномен **категоризации.** Он базируется на способности животных группировать стимулы на стадии восприятия, вследствие чего их совокупность вызывает один и тот же ответ. Феномен категоризации обнаружен у многих животных, даже не имеющих больших когнитивных способностей, но интерпретация результатов специалистами неоднозначна. Хотя в экспериментах животные способны распределять природные предметы и явления по категориям, при этом происходит формирование не абстрактных, а образных представлений (Premack D., 1983). С точки зрения нейрофизиологии категоризацию можно рассматривать как генетическую программу, сформированную в процессе эволюции для синхронизации работы разных систем организма. Сенсорные системы передают в ЦНС больше информации, чем та может переработать, а двигательная — реализовать (Зорина З. А., Полетаева И. И., 2003).

Символизация — установление эквивалентности между нейтральными символами и соответствующими им предметами и явлениями. Здесь следует остановиться на экспериментах по обучению животных счету и языкам-посредникам.

Наличие способности истинного счета у животных — предмет долгих и острых дискуссий в зоопсихологии. Выявить представления животных о количественных соотношениях нелегко. Способны ли животные устанавливать тождество между цифрами (1, 2, 3...) и информацией о числе элементов? Острые дискуссии вызывают критерии самого понятия «счет». Однако, несмотря на все спорные и дискуссионные моменты, результаты экспериментов поражают воображение.

Антропоиды продемонстрировали не только способность отождествлять цифру с соответствующим числом элементов, но и способность оперировать цифрами, складывать их и использовать при пересчете (Boysen S. T., 1993). С конца 1980-х гг. в Центре приматологии имени Р. Йеркса (г. Атланта, США) стали широко применяться компьютерные технологии. Обезьяны уверенно «освоили» компьютер. В качестве примера можно привести следующий эксперимент: на мониторе загоралась цифра, надо было переместить вверх экрана столько же квадратиков. После перемещения квадратики исчезали. Таким образом, их надо было помнить и считать! После последнего перемещения требовалось поставить курсор на цифру. Антропоиды справлялись даже с таким сложным заданием.

Исследования способности животных к символизации дали веские аргументы для поиска путей коммуникативного диалога «человек — животное».

Как мы помним, когнитивная этология возникает как наука о коммуникации животных. Большинство сигналов общения животных в природе видоспецифичны: они генетически детерминированы и одинаковы у всех особей вида. Набор сигналов практически не расширяется в ходе онтогенеза. Но у высокоорганизованных животных сигналы общения выходят за рамки видоспецифичной коммуникации. Даже мартышки способны дифференцировать сигналы (например, не опасность вообще, а *змея* или *леопард*). Правда, природный «словарь» у животных обычно невелик. *Шимпанзе*, сугубо социальные существа (вспомним афоризм Р. Йеркса: *один шимпанзе — не шимпанзе*), имеют примерно 60 сигналов коммуникации. Этого им вполне хватает для жизни в естественной среде. Отсутствие необходимости расширения «словарного запаса» скрывает потенциальные коммуникативные способности животных.

Если у человека основной канал коммуникации связан с речью, то в природе ключевое значение имеет **невербальная коммуникация.** К этой области относятся разнообразные виды «языка тела» с уникальной способностью животных понимать намерения другого по глазам, жестам, движениям. Многие тайны такой коммуникации до конца не раскрыты. Вспомним язык танца *пчел*, *ос*, язык жестов *муравьев*. Эти языки во многих отношениях являются символичными. Вспомним летучих мышей *вампиров* (*Desmodus rotundus*). Исследования показали, что *вампиры* хорошо узнают друг друга, помнят помощь, которая для них является жизненно важной, возможно, запоминают обман. Но как? В художественной литературе многократно описывались факты поразительного понимания жестов и взглядов человека собаками и лошадьми. Часто источник информации остается непонятным для самого человека. Вспомним, с какими трудами решалась загадка «умного Ганса», по-моему, так и не решенная до конца. Какую роль играют в подобных случаях когнитивные способности? Этот вопрос мы рассмотрим чуть позднее.

Различные аспекты невербальной коммуникации у человека вызывают большой интерес в сфере психологии общения (Пиз А., 1995). К сожалению, этот интерес, подогреваемый рекламой, больше способствует обогащению организаторов коммерческих курсов, весьма далеких от серьезной науки.

Следует заметить, что разделение коммуникационных систем в природе на «низшие» и «высшие» является одним из многих проявлений антропоцентрического мировоззрения. «Высший» уровень — если похож на человеческий язык, «низший» — если нет. Но кто возьмется определить этот уровень, учитывая, что все тонкости коммуникации животных мы часто не понимаем? Тем не менее именно **вербальная коммуникация** (от лат. *verbum* — слово) долгое время рассматривалась как прерогатива человека, а речь считалась основным фактором принципиальных отличий мышления человека и животных. Поэтому возможность коммуникации человека и животных при помощи языка стала самой интригующей темой зоопсихологии.

10.4. Вербальная коммуникация

Если гортань животных не приспособлена для произнесения звуков человеческой речи, то это не значит, что нельзя использовать другие языки коммуникации. Такими языками коммуникации и стали языки-посредники, наиболее известные из которых — амслен и йеркиш. Языки-посредники — это искусственно созданные языки, обладающие свойствами человеческой речи.

Само понятие «язык» не такое простое, как может показаться на первый взгляд. У различных лингвистов мы находим разные подходы к системе критериев языка. В зоопсихологии при анализе языковой коммуникации особое внимание уделяется следующим критериям (Зорина З. А., Смирнова А. А., 2006):

1. Семантичность — способность присваивать определенное значение абстрактным символам и пользоваться ими.

2. Продуктивность — способность создавать и понимать неограниченное число сообщений, преобразуя исходный запас символов.

3. Перемещаемость — способность воспринимать предмет сообщения удаленным во времени и пространстве от источника сообщения.

4. Культурная преемственность — способность передавать информацию о смысле символов от поколения к поколению путем обучения.

Эксперименты по обучению животных языкам-посредникам, которые требуют не меньшего интеллекта, способствовали изменению наших представлений о когнитивных способностях животных.

Самый первый, а потому и самый известный эксперимент провели супруги Аллен и Беатрис Гарднеры с самкой *шимпанзе*, которой дали кличку Уошо. Эксперимент продолжался с 1966 по 1970 г. Он начался, когда Уошо было 10 мес., с использования языка глухонемых амслен, без особых надежд Гарднеров на успех. Но произошла сенсация! Уже в 3 года Уошо не только усвоила более 130 слов, но и смогла объединять их в простые предложения. Она активно использовала свои знания, общаясь с людьми, часто сама являлась инициатором разговора.

В приматологическом центре города Атланта Д. Рамбо разработал специальный «обезьяний» язык йеркиш с использованием компьютера. Первая его «ученица» — самка *шимпанзе* Лана, начала заниматься в 1973 г., также проявив высокие способности. Известный американский приматолог Д. Примэк разработал «язык» пластиковых карт, обозначающих предмет, свойство или понятие. Его самая известная «ученица» — самка *шимпанзе* Сара.

Обучение языкам-посредникам проводилось и с другими антропоидами. В 1971 г. американская исследовательница Ф. Паттерсон, заинтригованная успехами Уошо, начала свой эксперимент с самкой *гориллы* (*Gorilla gorilla*) Коко возрастом 1 год. Коко стала одной из самых знаменитых «говорящих» обезьян, освоив около 500 знаков языка амслен.

Другой американский ученый Л. Милс, также используя амслен, более 11 лет работал с *орангутаном (Pongo pygmaeus)* Чантеком и добился больших успехов в обучении. Чантек хорошо знал более 150 слов, активно участвовал в диалогах.

Таким образом, 1970-е гг. можно считать временем резкого изменения в подходах к исследованию когнитивных способностей обезьян. Необходимо подчеркнуть, что важен не сам факт заучивания жестов и слов, что можно было бы интерпретировать условнорефлекторной деятельностью, а особенности использования словарного запаса, которые демонстрируют когнитивную способность. Это такие факты, как «конструирование» новых слов, иногда весьма тонкое употребление знакомых слов в переносном смысле. Это употребление знаков для прошлого и будущего. Это культурная преемственность, которую долго считали сугубо человеческой особенностью, владение элементами синтаксиса, способность классификации и многое другое.

Однако, как это часто бывает, успехи первых экспериментов вызвали волну критики со стороны противников. Голословные обвинения в «очеловечивании» обезьян раздавались по обе стороны океана. В первую очередь, обращали внимание на уникальную способность приматов улавливать невербальную информацию (мимику, жесты, взгляды) для решения поставленной перед ними задачи. Такая способность создает впечатление понимания смысла слов даже тогда, когда животные их не понимают. В 1980 г. в Нью-Йорке была организована международная конференция, специально направленная на опровержение данных о когнитивных способностях обезьян. Она проходила под названием «Феномен умного Ганса». Атмосфера на конференции напоминала сессию ВАСХНИЛ 1948 г. в СССР. Крайне негативную роль сыграли западные СМИ, одну за другой выдавая дутые сенсации.

В такой неблагоприятной атмосфере начиналась работа американской исследовательницы Сью Сэвидж-Рамбо, которой суждено было внести особый вклад в наше понимание способностей антропоидов. Сью Сэвидж-Рамбо первоначально сама скептически относилась к таким способностям, но после приглашения к работе над новым проектом в приматологическом центре в Атланте ее мнение постепенно меняется. Из скептика она превращается в стойкого защитника версии «говорящих» обезьян. Давая интервью, на фразу журналиста: «*Вам никто не поверит*», Сью Сэвидж-Рамбо резонно ответила: «*Наука состоит не в том, чтобы стремиться к результатам, в которые поверят люди. Она должна изучать явления независимо от того, правдоподобны они или нет*» (цит. по: Зорина З. А., Полетаева И. И., 2003). Главным «аргументом» ее работы стал самец *бонобо* (*Pan paniscus*) Канзи — самое выдающееся явление в когорте «говорящих» обезьян.

Жизнь Канзи, как и всякого «гения», подробно описана в литературе, в том числе в многочисленных работах самой С. Сэвидж-Рамбо. Он родился 28 октября 1980 г. Ему были созданы прекрасные условия: свободные помещения, различные игрушки, многочасовые прогулки в лесу. Занятия с Канзи начались в возрасте 10 мес. Хотя люди активно разговаривали с ним, в отличие от своих предшественников, он рос в окружении других обезьян: *шимпанзе* и *бонобо*. В возрасте 5 лет Канзи стал понимать устную речь, причем не отдельные слова, а целые фразы. Были предприняты строгие меры предосторожности против случайных подсказок, против возможного повторения истории «умного Ганса». Диалоги с Канзи, описанные во многих книгах, поражают своей сложностью. Фактически Канзи владел тремя языками: йеркиш, «человеческим» и своим набором видоспецифической коммуникации (Savage-Rumbaugh S. [et al.], 1998).

Хотя споры вокруг проблемы понимания символов антропоидами на этом не закончились, уникальные способности Канзи все-таки убедили многих: антропоиды способны понимать смысл речи. Конструктивному диалогу «сторонников» и «противников» мешает подверженность человека усвоенным стереотипам мышления. Среди гуманитариев в роли такого стереотипа выступает антропоцентрическая позиция, часто создающая непреодолимый барьер.

Следует заметить, что в экспериментах по обучению языку *бонобо* продемонстрировали самые выдающиеся способности среди антропоидов. Однако возможности четырех видов человекообразных обезьян, вероятно, не сильно различаются и больше зависят от индивидуальных способностей. Важным фактором является время начала общения и обучения. Главное, чтобы не был упущен критический период для формирования языковых навыков: погружение в человеческую языковую среду должно наступать до годовалого возраста. Высокие потенциальные способности к языковому общению антропоидов не реализуются в природной среде и составляют их «когнитивный потенциал», но уникумы наверняка есть среди всех видов.

В настоящее время наблюдения над «говорящими обезьянами» продолжаются, в первую очередь, в приматологическом центре в Атланте, где им создаются хорошие условия. Популярность наиболее выдающихся представителей велика даже в широких массах, их судьба живо обсуждается в прессе. Такому положению мы во многом обязаны Р. Футсу, первому воспитателю Уошо в эксперименте Гарднеров. Именно его энтузиазм, озабоченность судьбой обезьян по окончании экспериментов позволили сохранить этих уникальных животных, продолжить исследования, внесли неоценимый вклад в науку. В 1993 г. Р. Футс



Рис. 10.2. Попугай жако

организовал новый международный научный центр «Институт изучения коммуникации шимпанзе и человека» в США (Fouts R., Mills S., 2002).

Из экспериментов по обучению языку других животных можно отметить исследование Л. Хермана (США) в 1980-е гг. с *дельфинами-афалинами* (*Tursiops truncatus*). Дельфины показали хорошие способности понимать команды: звуковые сигналы либо жесты экспериментатора, но сами фразы не составляли.

Из птиц наиболее выдающиеся способности демонстрируют серые африканские попугаи *жако* (*Psittacus erithacus*), среди которых описано несколько поистине уникальных экземпляров (рис. 10.2). Конечно, феномен № 1 — это *жако* Алекс, воспитанник американской исследовательницы И. Пепперберг. Диалоги с Алексом хорошо освещались в прессе и по телевидению. Алекс освоил более 100 наименований, был способен считать до семи, знал семь цветов, категории «форма», «цвет», «материал» и многое другое (Pepperberg I., 2002). Он наглядно показал осмысленность диалога, опровергнув метафору слова «попугай» для бездумного повторения. Алекс прожил у И. Пепперберг более 30 лет и неожиданно умер в ноябре 2007 г. Многие газеты мира поместили некрологи на своих страницах.

Возможно, среди других видов крупных попугаев есть свои уникумы. Для плодотворного диалога необходима их встреча с другим уникумом — исследователем, наделенным талантом и любовью к животным.

Искусными «болтунами» являются широко известные *волнистые попугайчики* (*Melopsittacus undulatus*). Рекордсмены этого вида знали более тысячи слов. Однако говорить об осознанности их употребления в данном случае вряд ли приходится...

Как и наличие языка, использование орудий долгие годы считалось надежным признаком, отличающим «мыслящего» человека от «немыслящих» животных. Исследование орудийной деятельности оказалось не менее важной областью когнитивной этологии, также позволяющей узнать диапазон когнитивных способностей животных, роль подражания и инсайта. Хотя диалоги при помощи языков-посредников выглядят наиболее убедительно, далеко не всем животным можно предложить такой язык.

10.5. Орудийная деятельность животных

Именно изучение орудийной деятельности человекообразных обезьян положило начало проблеме мышления у животных. С развитием этологии список видов, к которым приложимо понятие орудийной деятельности, постоянно расширялся. Среди млекопитающих основные наблюдения касались *индийских* (*Elephas maximus*) и *африканских* (*Loxidonta africana*) *слонов*, *каланов* (*Enhydra*

lutris), различных *медведей*. Наибольших успехов в орудийной деятельности бесспорно достигли приматы, причем не только антропоиды. Но даже рыбы и насекомые стали объектом изучения этологов с целью познания истоков орудийной деятельности.

У многих животных орудийная деятельность имеет инстинктивную природу. *Каланы* способны при помощи камней разбивать ракушки, некоторые птицы используют веточки или колючки для выуживания насекомых. Вспомним вьюрков, которые в условиях обилия корма оказались лишены возможности реализации кормодобывающего поведения при помощи палочки. На инстинктивном поведении в основном базируется использование камней *грифом* (*Neophron percnopterus*) для разбивания страусиных яиц (Alcock J., 1984).

Птицы дают даже более многочисленные примеры орудийной деятельности, чем млекопитающие. Яркими примерами являются постройки «беседок» для привлечения самок *шалашниками*, использование камней, палочек, колючек и других предметов врановыми. Постройки сложных сооружений иногда рассматриваются эволюционистами как компенсация морфологических изменений при половом отборе. «Энергетическая» цена таких изменений не представляется более низкой, учитывая груз поведенческих стереотипов (Резникова Ж. И., 2005).

В последнее время полностью инстинктивный характер орудийной деятельности птиц все более ставится под сомнение. Зафиксированы наблюдения, которые нельзя отнести только к проявлению инстинкта. Сложная взаимосвязь наследственности и научения определяет орудийную деятельность дятловых вьюрков, столь любимого объекта этологов. Важную роль в этой деятельности играет научение путем подражания, хотя оно также генетически детерминировано — некоторые виды вьюрков такой способностью не обладают.

Однозначно представить степень генетической детерминированности орудийной деятельности у того или иного вида весьма затруднительно. Можно скорее говорить о предрасположенности к возможности использования орудий. Такая возможность возрастает при наличии природной склонности к манипулированию предметами, которая имеется у некоторых птиц и млекопитающих. В реализации орудийной деятельности инстинктивные, ассоциативные и когнитивные процессы тесно переплетены, причем бывает трудно провести границу между ними.

Важные факторы, влияющие на результаты, вытекают из особенностей онтогенеза обезьян, где первостепенную роль играет ранний опыт. Еще раз следует указать на значение критического периода в формировании поведения. Это касается как диапазона инстинктивно обусловленной орудийной деятельности, так и новых форм научения. Даже виды, совершенно не использующие орудия в природе, способны к научению в раннем возрасте. Такие исследования проведены на игрунковых обезьянах (сем. ***Callithricidae*)** *тамаринах* (*Saguinus tamarin*). Возможно, у общего предка всех приматов уже была генетическая предрасположенность к орудийной деятельности (Резникова Ж. И., 2005). Но по достижении определенного возраста обезьяны почти всех видов утрачивают способность усваивать многие навыки.

Благоприятствующим фактором онтогенеза является отсутствие «мешающих» когнитивным процессам стереотипов. Обезьяны очень легко формируют прочные стереотипы, если какие-либо действия имели успех. Эти стереотипы жестко блокируют природную сообразительность и орудийную изобретатель-

ность обезьян. Не будет лишним повторить, что человек в этом плане не является исключением.

Способности антропоидов к орудийной деятельности, как и к владению языком, в природе не реализуются. Их «запасной ум», по образному выражению А. Н. Северцева, не используется за ненадобностью. Только у *шимпанзе* в природных условиях наблюдается орудийная деятельность. Они нередко используют орудия, разбивая камнями орехи или выуживая травинкой муравьев. Эти навыки обезьяны приобретают в юном возрасте, учась у старших. *Гориллы, орангутаны* и *бонобо* в природе практически не применяют орудий.

10.6. Сравнительно-филогенетический анализ когнитивных функций

Как мы уже неоднократно отмечали, все виды поведения не имеют четких границ, а образуют непрерывный континуум. Когнитивные процессы в ходе эволюции возникают не на пустом месте, а образуют свой континуум. Несмотря на всю сложность их природы, когнитивные процессы, вероятно, как и ассоциативные, являются эволюционным фактором коррекции генетически детерминированного поведения в реализации стратегии пластичности.

Можно представить общую тенденцию, выявленную в проведенных сравнительно-филогенетических исследованиях когнитивных способностей.

Рыбы и амфибии не проявили способности к экстраполяции, но уже рептилии обладают такими способностями. Интересно, что с некоторыми тестами на экстраполяцию малоподвижные черепахи справились даже лучше многих млекопитающих и птиц (Резникова Ж. И., 2005). Черепахи — очень древние животные, которых сейчас, как уже говорилось выше, выделяют из пресмыкающихся в отдельный класс ***Anapsida.***

Российский физиолог Л. В. Крушинский в 1960-е гг. выдвинул концепцию параллелизма в эволюции когнитивных функций позвоночных, что имело важное теоретическое значение. Параллелизм проявляется в том, что эволюция мозга в разных группах шла независимыми путями, с разной скоростью, но часто приводила к сходным результатам. Так, несмотря на принципиальные различия в структурно-функциональной организации мозга птиц и млекопитающих, в обоих случаях достигается соизмеримо высокий уровень когнитивных способностей (Крушинский Л. В., 1986). Напомним, что сейчас многие эволюционисты считают, что линии млекопитающих и птиц разошлись еще на стадии амфибий, а не рептилий, как думали раньше. Это событие произошло около 300 млн лет назад.

Незаурядные способности птиц одним из первых наглядно показал друг и сподвижник К. Лоренца, известный немецкий этолог О. Келер (1889—1974) в экспериментах с попугаями и вороном (Koehler O., 1956). В последующих исследованиях врановые и большие попугаи также продемонстрировали лучшие когнитивные способности.

Способности попугаев наглядно видны из исследований по обучению их речи и последующей вербальной коммуникации. Про самого выдающегося представителя пернатых — попугая *жако* Алекса, мы уже говорили. Диалоги с Алексом способны вызвать «мистический трепет» и радикально меняют наше

представление о когнитивных способностях птиц. Можно не сомневаться, что феномен Алекса не является исключением среди других видов крупных попугаев, которые, в целом, демонстрируют прекрасные когнитивные способности (рис. 10.3).

Также высокие когнитивные способности демонстрируют различные представители врановых: *вороны, галки, сойки*. Традиционно выделяют в этом семействе *ворона* (*Corvus corax*), однако экспериментальных подтверждений его отличий от остальных представителей семейства по когнитивным способностям нет.



Рис. 10.3. Попугай амазон венесуэльский *(Amazona amazona)*. Разные виды попугаев демонстрируют прекрасные когнитивные способности

Врановые успешно используют «подручные» средства в своей «трудовой деятельности», чтобы достать корм, находящийся вне клетки. Многолетние исследования по обучению их счету проводились под руководством З. А. Зориной. Эксперименты включали несколько серий все возрастающего уровня сложности. В них птицы продемонстрировали способности к арифметическим действиям (сложению), к сохранению представлений в отвлеченной форме в виде символов (цифр), к транзитивным заключениям (если А = В, а В = С, то А = С). Результаты экспериментов подробно описаны в работах авторов (Зорина З. А., Полетаева И. И., 2003; Зорина З. А., Смирнова А. А., 2006).

Хищные птицы не показали таких выдающихся способностей, еще хуже результаты у голубей. Однако следует заметить, что подобные эксперименты весьма трудоемки, а главное, требуют неформального подхода от исследователя, его любви к своим питомцам, поэтому не будем делать скоропалительных выводов.

Среди млекопитающих лучшие показатели по когнитивным способностям наблюдаются у антропоидов и дельфинов, хуже — у хищных, еще хуже — у грызунов (Зорина З. А., Полетаева И. И., 2003). Правда, в последнее время часто пишут о переоценке умственных способностей дельфинов, о тенденциозной интерпретации фактов, объясняемой погоней за сенсационностью.

Весьма показательны сравнительно-филогенетические исследования способности животных к абстрагированию. Наличие способности к формированию понятия чаще других в исследованиях демонстрируют антропоиды (см. рис. 10.1). *Шимпанзе* способны распространять понятие «больше» и на число и на размер. Сформированное понятие «собака» распространяется на собак всех пород, их изображения и даже на собачий лай (Зорина З. И., Полетаева И. И., 2003).

Появление способности к абстрагированию в филогенезе, несомненно, имело адаптивное значение, поскольку такая способность позволяет животным не только реагировать на конкретные факторы, но и проявлять адекватные действия в новой ситуации, при появлении новых стимулов того же класса. Физиологические механизмы, лежащие в основе этого явления, еще неизвестны, но следует ожидать, что в филогенезе они формируются вместе с развитием памяти.

В исследованиях орудийной деятельности среди приматов чаще всего сравнивались различные мартышковые (сем. ***Cercopithecidae***), *капуцины* (*Cebus ca-*

pucinus) и антропоиды. Обычно когнитивные способности мартышек оцениваются ниже, чем способности антропоидов и капуцинов. Обезьяны, не относящиеся к антропоидам, хорошо справлялись со многими заданиями, но часто оказывались в тупике перед задачами, решаемыми *шимпанзе*, поэтому в способности к инсайту им первоначально было «отказано» (Visalberghi E., 1997). Однако расширение экспериментальных подходов к исследованию целенаправленной деятельности заставило ученых отказаться от проведения резкой границы между антропоидами и другими обезьянами. Индивидуальный разброс интеллектуальных способностей оказался весьма велик в обеих группах, что позволило выявить «одаренных» особей и среди «низших» обезьян, которые иногда даже превосходили некоторых «высших».

Еще большее впечатление на специалистов произвели эксперименты с *макаками-резус* (*Macaca mulatta*) из семейства мартышек по обучению счету. Макаки также научились ранжировать множества от 1 до 9, используя чувствительный монитор компьютера (Brannon E., Terrace H., 1998). Поэтому сами термины «низшие» и «высшие» некоторые специалисты стали рассматривать как научный анахронизм (Резникова Ж. И., 2005). Особенно высокие когнитивные способности наблюдаются у павианов и мандрила, которые демонстрируют явление параллелизма по этому показателю среди приматов (рис. 10.4).

Кроме приматов особый интерес представляют собаки, поскольку ни одно животное столь тесно не сосуществует с человеком уже на протяжении многих веков. Собаки демонстрируют чудеса понимания, значительно превосходя в этом плане даже шимпанзе. Несомненно, их сближение с человеком сопровождалось направленной селекцией. Генетически закреплялись признаки, благоприятствующие сосуществованию, такие как взаимная терпимость, а затем привязанность. Хотя процесс одомашнивания собаки начался всего 10—15 тыс. лет назад, что является ничтожным сроком для эволюционных преобразований, сближение человека и дикой собаки произошло значительно раньше (Алексеевич Л. А. [и др.], 2000).

Интересно, что гибриды собаки и ее диких родственников (*волков, шакалов, койотов*) практически полностью наследуют поведенческие признаки диких



Рис. 10.4. Павианы демонстрируют исключительно высокий для «низших» обезьян уровень когнитивных способностей. Посмотрите в эти глаза

видов, что указывает на рецессивный характер специфических аллелей собаки, контролирующих поведение. Но можем ли мы признать способность собак к мышлению?

Разброс когнитивных способностей собак разных пород огромен, что объясняется направленной селекцией при искусственном отборе. Несмотря на большое число наблюдений, данные противоречивы, что часто объясняется психологическим фактором преувеличения хозяевами способностей своих питомцев. Но представители некоторых пород демонстрируют действительно феноменальную способность понимать человека. Можно выделить такие породы, как *пудель, бордер-колли, немецкая овчарка*, хотя отметим, что индивидуальные особенности играют не меньшее значение, чем породные (рис. 10.5). Но до конца ли мы сами понимаем механизм этой «способности понимать»?



Рис. 10.5. Научился ли человек понимать собаку?

Специалисты не проявляют единодушия в распределении «интеллектуалов» на пьедестале почета живой природы, чему есть веские причины. Весьма трудно представить интеллектуальный потенциал различных представителей животного мира, поскольку нет универсальных тестов интеллектуальной деятельности, а показатели разных тестов могут приводить к разным заключениям. Следует помнить, что эволюция обычно «проигрывает» свои варианты в разных группах разными способами, поэтому мы никогда не наблюдаем прямой линии усложнения, в том числе и по когнитивным способностям. Интересно отметить, что представители одного отряда часто демонстрируют широкий диапазон показателей когнитивных способностей. К таким отрядам принадлежат и «рекордсмены» (воробьиные, попугаи, китообразные, приматы).

Исходя из сказанного, наглядно видна бесперспективность попыток выбора «самого умного» в природе. Одни виды могут первенствовать в одной области, другие — в другой. После феноменальных успехов *бонобо* в освоении языков-посредников некоторые приматологи поспешили отдать пальму первенства этому виду (Waal F. de, 1995). Но, обладая такими способностями, *бонобо* никогда не были замечены за применением орудий в природе. *Шимпанзе*, наоборот, являются лидерами в освоении орудийной деятельности. Что поставить выше — «лингвистические» способности *бонобо* или «технологические» достижения *шимпанзе*? Или способность к «прямой речи» попугаев? Или способность к чтению «языка тела» у собак? Нередко в исследованиях очень высоко оцениваются когнитивные способности слонов (рис. 10.6). В любом случае выбор будет предопределяться субъективными предпочтениями автора, а не научной объективностью.

Напомним, что потенциальные когнитивные способности, заложенные в геноме антропоидов, не реализуются в природных условиях. Именно экспериментальная работа позволяет понять их «истинный размер». Вот почему лабора-

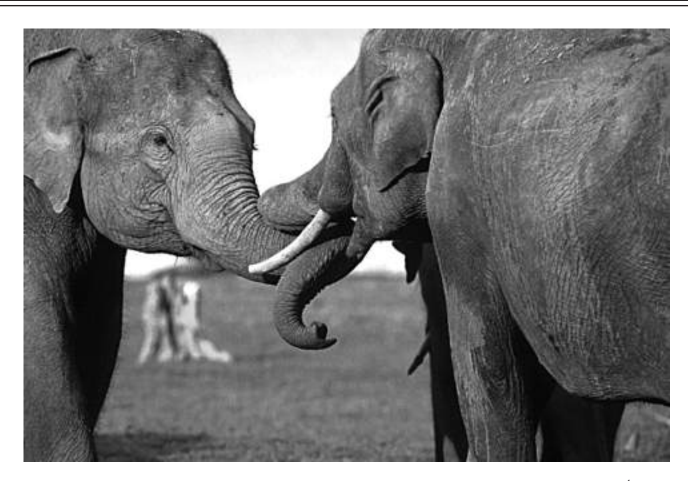


Рис. 10.6. Слоны наделены высокими когнитивными способностями

торные исследования занимают в когнитивной этологии больший объем по сравнению с другими этологическими направлениями. Несоответствие наблюдаемых и потенциальных способностей, заложенных в геноме, несомненно, распространяется и на других животных.

Особо следует отметить, что вариабельность индивидуальных способностей в популяции может иметь весьма большой размах. Причем, обычно, чем выше интеллектуальные способности вида, тем больше индивидуальный разброс уровня и вариантов этих способностей. Во многих группах есть представители как с «выдающимися» способностями, так и полностью «бездарные». «*Умная*» *рептилия может быть сообразительнее* «*тупой*» *собаки* (Резникова Ж. И., 2005). Вместе с тем, особи, которые продемонстрировали поразительную сообразительность в одном случае, могут продемонстрировать не менее поразительную «тупость» в другом. Все, как и у человека.

Еще добавим, что провести границу между «мыслящими» и «немыслящими» представителями мы тоже никогда не сможем: природа «не любит» четких границ. Чудеса инсайта описывались в экспериментах с самыми разными животными: крысами, «низшими» обезьянами, птицами и даже пчелами и муравьями. Относиться к таким данным нужно очень осторожно. Не будем забывать психологический фактор переоценки учеными «своих» объектов. Давно известна способность человека «видеть» то, что хочется увидеть: вспомним, как «четко» видели гомункулусов в сперматозоидах приверженцы преформизма. Но, вместе с тем, мы еще так мало знаем о когнитивных способностях животных.

10.7. Проблема наличия сознания у животных

Необычайно широк спектр научных представлений о наличии сознания у животных — одной из острейших проблем в истории биологии. Споры и разночтения вокруг феномена сознания мы рассмотрим ниже. Пока остановимся на экспериментальных исследованиях, получивших в англоязычной литературе устоявшееся название «Theory of mind» животных.

Важнейшим атрибутом сознания считается понятие собственного Я. Есть ли оно у животных? Этот вопрос вызывал и вызывает нескончаемые дискуссии. Существует несколько экспериментальных подходов, призванных разрешить эту проблему. Например, исследование реакции на отражение в зеркале.

Эксперименты с антропоидами всех видов (*орангутан, горилла, шимпанзе, бонобо*) заставляют признать, что они способны узнавать себя в зеркале. Многие авторы на основании экспериментов утверждают, что человекообразные обезьяны имеют понятие собственного Я (Tomasello M., Call J., 1997). Способность узнавать себя в зеркале формируется у них не сразу (как и у людей), а только к 4—5 годам. Наиболее широко известны тесты с краской, которые представляются весьма убедительными и показательными.

Данные о самоузнавании дельфинов и больших попугаев представляются спорными. Однако попугаи *жако* американской исследовательницы И. Петерберг демонстрировали уникальные способности, наводящие на мысль о способности к самоузнаванию. В этом они превосходили попугаев *кеа* (*Nestor notabilis*), знаменитых своими высокими интеллектуальными достижениями (Резникова Ж. И., 2005). Различные исследователи приводят данные, где допускается возможность использования зеркала у слонов. Другие животные, в том числе мартышкообразные, вероятно, не способны узнавать себя в зеркале. Хотя такие утверждения требуют тщательной проверки: животные не делятся с нами своими впечатлениями.

Вторая группа экспериментов построена на определении способности к эмпатии (пониманию чувств и намерений других). Эта способность наиболее четко выражена у антропоидов. Контроль после просмотра видеофильма показал, что шимпанзе способны правильно усваивать «инструкции» (Premack D., 1983). В другом эксперименте, в котором прятали еду под один из четырех перевернутых стаканов, шимпанзе обычно игнорировали подсказки отсутствующих людей (Povinelly D., 2000).

Третья группа наблюдений касалась способности к «трансляции знаний» — к обучению детенышей и сородичей. Хорошим тестом на такую способность является исправление ошибок детенышей у антропоидов. Случаи, когда мать вытаскивает изо рта детеныша несъедобные ягоды или многократно показывает методику разбивания орехов, принципиально отличаются от инстинктивной заботы о потомстве.

Многократно замечены случаи передачи своего открытия в результате инсайта другим сородичам, особенно при наличии дружеских отношений. Самая первая «говорящая обезьяна» Уошо продемонстрировала способности к трансляции своих знаний. После смерти ее детеныша к ней подсадили сироту Лулиса. Когда Уошо признала его, она сразу стала обучать Лулиса языку жестов. Мартышки не исправляют ошибок детенышей, но, может быть, это просто результат недостатка наших наблюдений.

После пионерских исследований Дж. Гудолл (Гудолл Дж., 1992) вышло большое количество литературы, посвященной способности человекообразных обезьян строить «выгодные» коалиции с переменой ролей, а главное, их способности к изощренному обману (Woodruff G., Premack D., 1979; Waal F. de, 1982). Американские приматологи Р. Бирн и А. Уитен ввели специальный термин «макиавеллизм» как преднамеренное совершение действий для введения в заблуждение конкурентов с целью получения прямой выгоды (Byrne R., Whi-

ten A., 1988). У шимпанзе макиавеллизм в неволе проявляется много чаще, чем в природе, что можно смело экстраполировать на человеческое общество.

Однако макиавеллизм, как и ранее рассмотренные явления, также не имеет четких границ. Факты «манипулирования» и «эксплуатации» сородичей известны в самых разных группах, включая крыс, собак, птиц, но всегда ли они связаны с когнитивными способностями? Это одна из излюбленных тем этологических наблюдений.

В дальнейшем мы рассмотрим парадоксы психики человека, которые, вероятно, являются неотъемлемым атрибутом высокого уровня когнитивных способностей. А как у животных? Наблюдались ли у них свои парадоксы в экспериментах на наличие сознания? Оказывается — да. Рассмотрим два примера, описанных в насыщенной экспериментальными данными книге З. А. Зориной и И. И. Полетаевой (Зорина З. А., Полетаева И. И., 2003).

Знаменитая Уошо несколько раз неожиданно резко протестовала против попыток людей присоединиться к ней во время «чтения» журналов. Она как бы говорила: «*Дайте мне побыть наедине с собой*». Что это? У английского психолога Р. Парненса есть интересная мысль: «*Основное значение для творчества имеет способность человека отграничиться, замкнуться на некоторое время в себе, а не так называемый интеллект*».

Если большинство потенциальных факторов когнитивных способностей неоднократно анализировались в литературе, то фактор уединенности как-то остался в тени. Вполне возможно, что это отнюдь не второстепенный фактор одаренности. Не является ли наличие предрасположенности к уединению необходимой предпосылкой особого таланта и у животных? Ведь *шимпанзе* — сугубо социальные животные.

Похожий эпизод описан с *шимпанзе* Викой — воспитанницей супругов Кэти и Кейт Хейс. Ее истерический плач был реакцией на воспроизведение человеком действий Вики с воображаемой игрушкой. В чем причина столь неадекватной реакции? Наблюдение за Викой — это единственное в своем роде исследование, которое дало много других интересных фактов. Чтобы понять ее уникальность, надо сделать небольшое отступление.

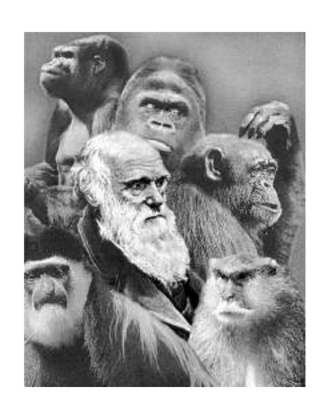
Работа по воспитанию *шимпанзе*, тем более в домашних условиях, граничит с «трудовым подвигом». Крупные, сильные, агрессивные, часто истеричные животные способны доставить массу проблем. Необходимо беззаветно любить и свою работу, и своих питомцев. Но, несмотря на это, для большинства исследователей обезьяны оставались лабораторным объектом. По окончании многолетних экспериментов ученые расставались со своими питомцами, судьба которых могла сложиться трагично, поскольку в те времена еще допускались опыты над антропоидами. Для бездетных супругов Хейс Вики стала полноправным членом семьи, заменив им ребенка. Она прожила у них фактически с рождения до 7-летнего возраста, получив заботу, внимание и любовь.

Как это часто бывает, любовь превратила Вики в капризного избалованного «ребенка». Даже на фоне природной истеричности *шимпанзе* Вики выделялась своим нравом. Читая об ее проделках, невольно задаешься вопросом: как такое можно было выдержать в домашних условиях? Но одновременно поражаешься ее сообразительности, уму, сходству с человеком. Вики любила красить губы, глядя в зеркало, что снимает вопрос о ее способности к самоидентификации. Она много раз проявляла чудеса хитрости и изобретательности для достижения своей цели.

По «заказу» такой эксперимент не поставишь. Но есть ли другой путь к постижению проблемы сознания? Подход к животным как к лабораторным объектам никогда не позволит получить ответ. Здесь требуется эмпатия с обеих сторон.

У Вики был свой предшественник. В 1931 г. супруги Келлог (США) взяли на воспитание самку *шимпанзе* в возрасте 7,5 мес. Их собственному сыну было тогда 9,5 мес. Первоначально «дети» воспитывались вместе, но через 9 мес. супруги прекратили эксперимент, опасаясь необратимых последствий для собственного ребенка. Хотя эксперимент получился кратковременным, он также дал интересные наблюдения. Если мы отмечаем близость человека и антропоидов, то в детском возрасте сходство просто поразительно. Иногда детеныш шимпанзе даже превосходил человеческого сверстника.

Не заставят ли нас дальнейшие наблюдения признать наличие сознания у некоторых представителей животного мира, причем не только по видовому критерию, но и по индивидуальному? Здесь мы вступаем в самую загадочную область под названием «психика».



ГЛАВА 11

ПСИХОЛОГИЯ
В ПОИСКАХ ПСИХИКИ

Никакая наука не водила человека за нос и не выдавала свои измышления за действительность больше, чем психология.

Л. Фейербах (1804—1872), немецкий философ

Что включает в себя понятие психики? Как и когда психика возникла? Что является ее носителем? Каков диапазон возможностей психики? И, наконец, самый сакраментальный вопрос: как связаны между собой материальная система и психика? Эти проблемы до сегодняшнего дня не дают покоя ученым.

Психология «монополизировала» решение проблемы психики, но десятки интерпретаций этого термина показывают, сколь трудной оказалась задача.

11.1. Становление психологии

В дословном переводе «психология» означает «наука о душе». В научной терминологии вместо слова «душа» стали употреблять слово «психика», что, однако, не прибавило определенности этому понятию. Сложность, неопределенность, «неуловимость» фундаментального понятия психики породили глубокие внутренние противоречия, которые стали сопровождать психологию с момента ее возникновения. Умозрительные гипотезы возникали одна за другой, порождая центробежные тенденции. За прошедшие полтора столетия в рамках психологии возникло невиданное количество направлений, школ, течений, часто нетерпимых друг к другу.

Из современных наук ни одна не имеет такую «колоритную» историю, как психология. Эта история описана в многочисленных трудах, учебниках, биографиях ученых, художественной литературе. Мы остановимся только на ее ключевых моментах, принципиальных для понимания природы поведения.

Сложно указать точный «возраст» психологии. Ее вопросы составляли важную часть трудов мыслителей Древнего мира и Средневековья. Сам термин «психология» впервые употребил в 1732 г. немецкий философ Х. фон Вольф (1679—1754), который был сторонником крайнего механицизма. Ему принадлежит выражение: «*Мир ведет себя точно так же, как часы*». Появление нового термина не означало появления новой науки — до конца XIX в. психологические темы остаются «размытыми» внутри различных философских концепций.

Формальной датой рождения психологии как самостоятельного научного направления можно считать 1879 г., когда в Лейпциге была организована первая лаборатория экспериментальной психологии. Лаборатория была основана выдающимся немецким физиологом В. Вундтом (1832—1920), которого считают «отцом» современной психологии. В 1873—1874 гг. он выпустил в двух частях свое фундаментальное руководство «Основы физиологической психологии», где были освещены перспективы новой науки. Следует отметить, что несомненный вклад в ее становление внесли предшествующие работы других известных немецких физиологов Э. Вебера (1795—1878), Г. Т. Фехнера (1801—1887), Г. фон Гельмгольца (1821—1894). Таким образом, родиной современной психологии с полным правом можно считать Германию.

Опираясь на достижения физиологии, в конце XIX в. психология становится экспериментальной наукой, с выраженной естественнонаучной направленностью. До этого времени психологические вопросы рассматривались философами на основе размышления и обобщения собственных взглядов. Хотя в «новой» психологии метод самонаблюдения (интроспекции) также оставался важным методом исследований.

Непререкаемый авторитет В. Вундта определял развитие психологии в первые годы ее становления. В качестве основной задачи В. Вундт ставил разложение сознания на основополагающие элементы и изучение закономерных связей между ними. Следует отметить, что большинство первых психологов не проводили границы между понятиями «психика» и «сознание».

Однако очень скоро в их рядах возникают разногласия. В США, которые стали второй родиной психологии, В. Джеймс (1842—1910) развивает идеи, отличные от взглядов В. Вундта. На основе этих идей сформировалось направление **функционализма,** наиболее видными представителями которого были Дж. Дьюи (1859—1952), Дж. Энджелл (1869—1949), Р. Вудвортс (1869—1962). Отличалась от взглядов В. Вундта и концепция **структурализма** Э. Титченера (1867—1927), хотя он и называл себя продолжателем его дела на американской земле. Опережая свое время, Э. Титченер смог очень точно охарактеризовать парадоксальность человеческой психики в своем знаменитом изречении: «*Внутренняя психологическая работа всегда подделывает причины под совершившиеся факты*».

И все же, несмотря на взаимную критику друг друга психологами на рубеже XIX и XX вв., можно считать, что психология того времени еще не потеряла внутреннего единства, что случилось с ней позже. Это была совсем молодая наука, и первые психологи чувствовали свою сопричастность к ее становлению. Все они имели фундаментальную естественнонаучную подготовку, для всех был немыслим отрыв психологии от естествознания. Основатель современной психологии В. Вундт говорил: «*Между человеком и животным нет разницы более глубокой, нежели какая существует и между различными животными*». В. Джеймс, которого также относят к «отцам-основателям», считал, что «*основой психологии является биология*».

Огромное влияние оказала на всех «первопроходцев» эволюционная теория Ч. Дарвина. Один из основателей американской психологии С. Холл (1846—1924) рассматривал развитие психики ребенка как краткое повторение ее филогенеза в русле теории рекапитуляции. Взгляды функционалистов на адаптивную роль психики перекликаются с современными подходами, развиваемыми в эволюционной психологии. Разногласия структуралистов и функцио-

налистов больше касались акцентов в исследовании, а их работы (при обоюдном желании) вполне могли дополнять друг друга.

Коренной пересмотр основ психологии пришелся на период ее кризиса в начале второго десятилетия XX в. Основную роль в этом пересмотре сыграла доктрина американского психолога Дж. Уотсона (1878—1958) — **бихевиоризм.** Началом бихевиоризма как научного направления можно считать публикацию его статьи «*Психология глазами бихевиориста*» в 1913 г. Успех нового направления был необычайным. К 1930 г. бихевиоризм занял господствующее положение в академической науке.

Методологической основой бихевиоризма служили философия **позитивизма,** разработанная французским философом О. Контом (1798—1857), и концепция условных рефлексов, разработанная в трудах И. П. Павлова. Бихевиоризм стал радикальным преобразованием психологии, которая теперь провозглашалась наукой о поведении. Сознание объявлялось фикцией (наподобие души) и изгонялось из научного рассмотрения.

В последующие годы особое значение в развитии бихевиоризма имели исследования американских психологов К. Халла (1884—1952) и Б. Скиннера (1904—1990). Хотя их теории отличались и от версии Дж. Уотсона, и друг от друга, оба отстаивали «машиноподобный» подход к поведению (даже к поведению человека).

Крайнюю позицию в этом вопросе занял Б. Скиннер, автор метода оперантного научения, о котором говорилось выше. Б. Скиннер был наиболее заметной фигурой в ряду бихевиористов. Именно его яркий талант экспериментатора придал новый импульс развитию бихевиоризма, обеспечив тому на многие годы господствующее положение в психологии. Этот талант проявился и в деле дрессировки животных, которые при демонстрациях просто творили чудеса, что производило неизгладимое впечатление на зрителей.

Когнитивный бихевиоризм американского психолога Э. Толмена (1886—1959) значительно расходился с подходами других бихевиористов и включал в себя многие положения будущей когнитивной психологии. Э. Толмен рассматривал поведение как функцию многих составляющих и пытался выразить его математическим уравнением. Он ввел более 100 новых терминов, многие из которых стали широко известны. Понятие **промежуточных переменных** применялось Э. Толменом для ненаблюдаемых, предполагаемых факторов детерминации поведения между «стимулом» и «реакцией». Другим его понятием явилась **когнитивная карта** — одновременное представление пространственного расположения объектов, выученное животными. Понятие когнитивной карты легло в основу современных представлений о пространственной памяти. Образование когнитивной карты, в отличие от ассоциативного научения, происходит в отсутствие подкрепления. Такой когнитивный феномен Э. Толмен назвал **латентным** (скрытым) **научением.** Его иногда рассматривают как особый вид научения.

Необходимо отметить, что бихевиоризм не оборвал тесную связь психологии с биологией. Наоборот, он представлял собой прямое продолжение исследований поведения животных. Однако именно со стороны биологии бихевиоризму были предъявлены основные претензии. Причиной этому послужило упорное игнорирование бихевиористами генетических факторов, абсолютизация возможностей оперантного научения. Если в начале своей карьеры Дж. Уотсон адекватно оценивал роль инстинктов в поведении, то к 1925 г. он резко меняет

свои взгляды, объясняя все аспекты поведения только условными рефлексами. Эту установку стали разделять и остальные бихевиористы. С критикой подобных взглядов первым выступил известный английский психолог В. Мак-Дугал (1871—1938), о котором мы говорили выше.

Особую остроту приобрела конфронтация бихевиоризма с этологией, о чем уже неоднократно говорилось ранее. В пылу полемики бихевиористы не хотели видеть рамки, ограниченные генетическим фактором. В 1972 г. в своей знаменитой программной работе «Восемь смертных грехов цивилизованного человечества» К. Лоренц писал: «*Говоря о бихевиористской доктрине, я полагаю, что на ней, несомненно, лежит изрядная доля вины в угрожающем Соединенным Штатам моральном и культурном разложении... Эпидемии духовных болезней нашего времени, начинаясь в Америке, достигают обычно Европы с некоторым опозданием. И в то время как в Америке бихевиоризм пошел на убыль, это лжеучение свирепствует сейчас среди психологов и социологов Европы*» (Лоренц К., 1998). Острота выражений наглядно показывает остроту взаимоотношений двух конфликтующих школ.

Практически одновременно с бихевиоризмом в Германии возникает другое направление — **гештальтпсихология.** У истоков нового течения стояли немецкие психологи М. Вертхеймер (1880—1943), К. Коффка (1886—1941), В. Кёлер (1887—1967).

Гештальтпсихология ведет свою «родословную» от статьи М. Вертхеймера «Экспериментальные исследования восприятия движения», опубликованной в 1912 г. Суть статьи заключалась в анализе «феномена иллюзии»: восприятие целого принципиально отличается от восприятия компонентов этого целого. Наиболее полно основные положения направления были изложены в книге В. Кёлера «Гештальтпсихология» 1929 г.

Несводимость целого к сумме его частей стала главным положением гештальтпсихологии, в которой единицей психики стал рассматриваться **гештальт** — целостный образ. Этот термин в 1890 г. был предложен австрийским психологом Х. фон Эреснфельсом (1859—1932). Гештальт стал пониматься как структура, которая упорядочивает многообразие отдельных явлений. Целостный характер восприятия «гештальтисты» объясняли не свойствами воспринимаемых объектов, а свойствами психики. Именно поэтому мы видим конкретные предметы, а не совокупность разрозненных стимулов. Предшествующую психологию «гештальтисты» называли «психологией кирпича и раствора», намекая на ее редукционизм. Особенно яростной критики за это удостоился от них бихевиоризм. В отличие от бихевиористов, сторонники гештальтпсихологии признавали роль сознания. Немецкий психолог Ф. Крюгер (1874—1948), ученик В. Вундта и основатель влиятельной Лейпцигской школы в психологии, распространил понятие гештальта на сферу эмоций.

Все основатели гештальтпсихологии имели прекрасную естественнонаучную подготовку, причем иногда в нескольких областях. Так, В. Кёлер был однокурсником выдающегося физика, создателя квантовой механики М. Планка (1858—1947). Неудивительно, что «гештальтисты» внесли заметный вклад в самые разные разделы психологии, особенно в области восприятия и мышления. Несмотря на это, гештальтпсихология не сравнялась по популярности с бихевиоризмом, а к настоящему времени уже стала достоянием истории.

«Притягательная простота» в объяснении поведения бихевиоризмом была исключительно «весомым козырем». Интересно, что бихевиористы в своих мно-

гочисленных исследованиях никогда не наблюдали инсайт. Это породило распространенную шутку, что каждый психолог видит только то, что хочет видеть.

Популярность бихевиоризма в США была столь велика, что в 1927 г. там вышла книга «Религия по имени бихевиоризм». Думаю, что сравнение бихевиоризма с религией было преувеличением. Доминирование бихевиоризма было подавляющим только в США, а в Европе он всегда имел многочисленных критиков. Но, главное, несмотря на рекламную шумиху, бихевиоризм всегда оставался в рамках научной методологии. Другое направление, возникшее почти одновременно с бихевиоризмом и гештальтпсихологией, с полным правом могло претендовать на роль новой религии. Это психоанализ.

11.2. Психоанализ

Психоанализ возник как метод лечения больных неврозами и сразу предстал как особая область с собственной методологией. Основатель психоанализа — австрийский невропатолог З. Фрейд (1956—1939) начал развивать свои идеи как естественнонаучную систему, но скоро они стали далеки и от естествознания, и от принципов науки вообще (рис. 11.1).

Условной датой рождения психоанализа можно считать 1900 г., когда вышла книга З. Фрейда «Толкование сновидений». Центральным пунктом нового учения провозглашалось бессознательное, составляющее «ядро» психики человека и определяющее его поведение. Движущей силой бессознательного объявлялись инстинкты секса (к которым затем З. Фрейд прибавил инстинкт агрессии), зарепрессированные установками общества, но находящие различные «обходные пути» для своей реализации. Такими путями могли служить сновидения, сублимация (перевод в социально приемлемое русло) или невроз.

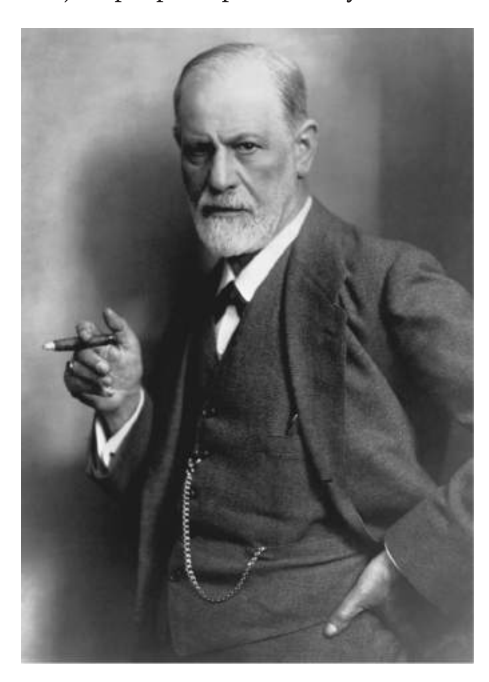


Рис. 11.1. З. Фрейд (1956—1939)

З. Фрейд охарактеризовал психику как поле боя между бессознательным и сознанием, что ошеломило психологов того времени, которые практически ставили знак равенства между понятиями психики и сознания. В противоположность им, З. Фрейд сравнивал психику с айсбергом, а сознание — с его надводной (причем ничтожно малой) частью. Согласно его взглядам, бессознательное всегда опосредованно проявляется в поведении человека. Его разгадка и составляет суть мастерства психоаналитика.

С самого начала академические психологи отнеслись к психоанализу с пренебрежением. Представители разных школ, забыв разногласия, дружно принялись возводить «железный занавес» между психоанализом и психологией. Но, несмотря

на это, популярность психоанализа в начале XX в. стремительно росла. Большую роль в его популяризации сыграли писатели и художники, найдя в новой теории источник вдохновения. Постепенно, втягивая в свои ряды несметные толпы поклонников, психоанализ все более терял признаки научного направления, приобретая облик новой религии. Одним из первых сравнил психоанализ с религией Р. Вудвордс, а Дж. Уотсон назвал его шаманством.

Литература, посвященная психоанализу, его роли, становлению, методологии, критике, огромна. Трудно найти в истории еще одного такого мыслителя, кому было бы посвящено столько книг, как З. Фрейду. Хотя не Фрейд первым описал «бессознательное». О бессознательном в психике писали еще немецкие философы Г. Лейбниц (1646—1716) и А. Шопенгауэр (1788—1860). Не З. Фрейд первым описал конфликт внутреннего Я человека и общества. Французский социолог Э. Дюркгейм (1858—1917), обобщая литературные данные, отмечал, что «*общество быстро относит к ненормальным ниспровергателей устоявшихся взглядов*». И роль сексуальности в жизни человека отмечалась ранее. Но именно З. Фрейд создал систему, захватившую широкие массы, а не только группу учеников. Основная причина — психоаналитическая концепция пришла «вовремя», когда ее идеи нашли самый широкий отклик в массах. К тому же... «*Обаяние Фрейда-рассказчика заставило многих поверить в его теорию*» (Айзенк Г., 2009).

Как же развивались дальнейшие взаимоотношения психоанализа и науки, внес ли психоанализ какой-либо вклад в понимание природы поведения человека?

В настоящее время имя Фрейда прочно обосновалось в учебниках по психологии, особенно по психологии личности. Более того, с него обычно начинается изложение, ему же, чаще всего, посвящен самый большой раздел. Однако в академической среде психоанализу всегда отказывали в праве называться наукой, отмечая его методологическую слабость. Попробуйте найти хотя бы одно четкое определение в море психоаналитической литературы. Даже такие фундаментальные понятия психоанализа, как «бессознательное», «инстинкт», «либидо», «эго», «комплекс», не имеют строгих определений, а являются не более чем метафорами. Понятие инстинкта в психоанализе резко отличается от аналогичного понятия в этологии, ничего не говорится о его детерминации.

Как и положено «пророку», З. Фрейд игнорировал критику со стороны других исследователей, даже «не снисходил» до ответа на нее (Шульц С. Э., Шульц Д. П., 1998). Эту же «методику» унаследовали и последующие поколения психоаналитиков. Хотя острая критика психоанализа содержалась в работах таких крупных ученых, как немецкий психиатр и философ К. Ясперс (1883—1969) и английский психолог Г. Айзенк (1916—1997), его популярность продолжала возрастать.

Интересная параллель в этой области просматривается между психоанализом и парапсихологией — разоблачительные статьи специалистов не сказываются на их популярности в широких массах. Четкое и колоритное объяснение этому феномену дано в книге Г. Айзенка «Парадоксы психологии», изданной в 1972 г. в Англии: «*Большинство людей не стремятся к пониманию человеческой природы. Им милее великий выдумщик З. Фрейд или сказочник К. Юнг. Эдипов комплекс или зависть к пенису — гораздо более интересные темы для послеобеденной беседы, чем ретикулярная формация*» (Айзенк Г., 2009).

Первый серьезный удар по психоанализу был нанесен изнутри психоаналитического движения. Отсутствие научной общетеоретической базы неизбежно привело к центробежным тенденциям, которые проявились сразу после возник-

новения психоанализа. В настоящее время его раздробленность и различия между представителями разных школ столь велики, что между ними потеряно внутреннее единство. Это и не удивительно, поскольку главный «методологический принцип» всех систем базировался на особенностях личной жизни авторов, их пациентов, их любимых литературных героев.

Уже в 1911 г. с З. Фрейдом разрывает венский психоаналитик А. Адлер (1880—1937), а в 1913 г. — швейцарский психиатр К. Г. Юнг (1875—1961). Оба были ближайшими сподвижниками З. Фрейда, стоявшими у истоков психоаналитического движения. Оба создают собственные влиятельные школы, в которых роль сексуальности уже не рассматривалась как определяющая. Однако у В. Штекеля (1868—1940), другого отступника из «первопроходцев», эта роль была подчеркнута еще в большей степени, чем у З. Фрейда.

В 1930-е гг. большинство известных психоаналитиков, спасаясь от фашизма и антисемитизма, эмигрировали в США, где сформировалось социально-психологическое крыло психоанализа. Наиболее известными его представителями стали К. Хорни (1885—1952), Г. Салливан (1892—1949), Э. Эриксон (1902—1994).

В Англии М. Кляйн (1882—1960) и дочь З. Фрейда А. Фрейд (1895—1982) заложили начало детскому психоанализу. А. Фрейд принадлежит заслуга в детальной разработке понятия психологической защиты, которое приобрело существенное значение во всех направлениях психологии и психотерапии. Психологическая защита предохраняет сознание от болезненных воспоминаний. Ее действие можно рассматривать как эволюционную адаптацию на психическом уровне.

Особняком стоит направление **трансактного анализа** американского психотерапевта Э. Бёрна (1902—1970), который первоначально был ортодоксальным психоаналитиком. Центральным пунктом этого направления является «жизненный сценарий», обычно закладываемый родителями, которым его закладывают их родители и т. д. Однако Э. Бёрн не рассматривал сценарий как фатальность, допуская «перепрограммирование». В структуре личности Э. Бёрн выделял три состояния (Родитель, Взрослый, Ребенок), которые активируются в разных ситуациях межличностного общения. При этом мы можем наблюдать большое разнообразие трансакций со скрытой мотивацией. Таким трансакциям посвящена книга Э. Бёрна «Игры, в которые играют люди...», изданная в 1964 г. (Бёрн Э., 1998). Она долгие годы возглавляла список бестселлеров по психологии.

В эклектичных системах современных авторов связь их концепций с ортодоксальным психоанализом иногда почти не просматривается.

В русле психоанализа рождались концепции, по своей фантастичности не уступающие парапсихологическим. К ним относятся теории «Талассы» Ш. Ференци (1873—1933), травмы рождения О. Ранка (1884—1939), теория оргона В. Райха (1897—1957). Последнему автору принадлежит термин «сексуальная революция», ставший знаменем молодежных движений 1960-х гг. Так назывался сборник его работ, изданный в США в 1945 г.

Четко просматриваются «психоаналитические корни» в полумистическом направлении **трансперсональной психологии** чешско-американского психолога С. Грофа (р. 1931). Это направление получило неожиданную поддержку некоторых ученых. Метод голотропной терапии, разработанный С. Грофом, основан на работе с измененными состояниями сознания. Метод получил довольно большую популярность в массах, в том числе и в России. В концепции С. Грофа понятие психического расширяется и включает в себя перинатальную

и трансперсональную области, где находят свое объяснение оккультные и религиозные феномены (Гроф С., 1993). Из всех психоаналитических течений наиболее близка взглядам С. Грофа концепция К. Г. Юнга.

Аналитическая психология К. Г. Юнга — единственная из всех школ, отпочковавшихся от фрейдизма, сопоставимая по своей популярности с теорией З. Фрейда. В аналитической психологии рассматриваются данные культурной антропологии, структурного анализа, мифологии. Наиболее широко известны такие понятия психологии К. Г. Юнга, как коллективное бессознательное (древний архаичный слой психики) и архетипы (структуры коллективного бессознательного). Архетипы через символы могут выражаться в сказках, мифах, сновидениях, что составляет ядро аналитической психологии.

Идеи К. Г. Юнга оказали большое влияние на гуманитариев. Его понимание бессознательного как источника мудрости, его позитивная оценка религиозного, духовного и мистического опыта всегда находили (и будут находить) живой отклик у определенной прослойки. Однако для научной психологии его мистические концепции оказались еще менее приемлемы, чем психоанализ З. Фрейда. Широкое распространение получило только выделение типов экстравертов и интровертов.

Сам К. Г. Юнг скептически относился к научному подходу для анализа своих идей. Он искал их подтверждение только в мифах, легендах, фольклоре, сновидениях (Хьелл Л., Зиглер Д., 1997). Хотя, если отбросить мистическую терминологию, то версия архетипов также не лишена интереса. Впервые термин «архетип» он употребил в 1919 г. в статье «Инстинкт и бессознательное». В архетипах К. Г. Юнга можно уловить идею генетической детерминации стимулов у человека. К. Г. Юнг считал, что архетипы являются коррелятами инстинкта, формируя вместе с ним сферу бессознательного человека (Юнг К. Г., 1997). Инстинктом он называл внутреннее побуждение действовать определенным образом при возникновении определенного состояния. Такой взгляд весьма близок современным представлениям, развиваемым В. Вилюнисом.

Следует отметить, что К. Г. Юнг весьма почтительно относился к биологии. Ему принадлежит крылатое изречение: «*Придет день, когда биолог протянет руку психологу и встретится с ним в туннеле, который они взялись копать с разных сторон горы неизвестного*». Однако как у З. Фрейда, так и у К. Г. Юнга нередко блестящие описания их уникальных наблюдений, к сожалению, не прибавляют научности теоретическим построениям.

Первый шаг на пути примирения психоанализа с естествознанием был сделан немецким психиатром Ф. Александером (1891—1964), который подчеркивал роль физиологических исследований в теоретических разработках.

Попытка сделать психоанализ предметом университетской программы была предпринята американским психологом Г. Мюрреем (1893—1988), который решил перевести на физиологический язык инсайты З. Фрейда. Г. Мюррей имел фундаментальную биологическую подготовку и докторскую степень по биохимии. Он внес несомненный вклад в разработку теории мотивации. Его система, названная **персонологией,** была разработана к 1938 г., но она не получилась достаточно убедительной. В своей схеме Г. Мюррей представил поведение в виде широкого спектра векторов физической и психической активности. Однако мы знаем, что природа не всегда «согласовывает» свои вариации со слишком подробными авторскими моделями. В последних своих работах Г. Мюррей особо подчеркивал роль генетических факторов в развитии личности. Отдавая

должное этому автору, можно отметить, что он был одним из первых сторонников междисциплинарного подхода в психологии.

Критика психоанализа в первой половине XX в. исходила в основном с позиции естествознания. Так, Г. Айзенк, один из наиболее активных критиков, всегда был последовательным сторонником биологических исследований психики, во всех своих работах отмечал роль генетики. Он писал: «*Невозможно строить теорию личности без опоры на данные физиологии, анатомии, генетики, биохимии*» (Айзенк Г., 2009). Именно незнание эволюционных закономерностей живой природы особенно наглядно высвечивало мифические конструкции психоанализа.

Но в 1960-х гг. на психоанализ и бихевиоризм обрушилась критика и «с другого конца», обвиняющая эти направления в «биологизаторских» тенденциях. На волне этой критики рождается новое направление — гуманистическая психология.

11.3. Гуманистическая психология

Основателями **гуманистической психологии** считаются американские психологи А. Маслоу (1908—1968) и К. Роджерс (1902—1987). Хотя их подходы различаются, но в гуманистической психологии нельзя найти двух авторов с одинаковыми взглядами. По своей раздробленности и эклектичности она превосходит все ранее рассмотренные направления. Несмотря на критику психоаналитической методологии, в подходах представителей гуманистической психологии наблюдается много общего с идеями социально-психологического крыла психоанализа. Более того, в этом течении можно видеть корни гуманистической психологии. Такие психологи, как Г. Олпорт (1897—1967) или Э. Фромм (1900—1980), в разных книгах «приписаны» то к одному, то к другому направлению.

Идеологической основой нового направления послужила философия **экзистенциализма,** в которой трудно разделить психологию и философию. У истоков этого течения стоял датский философ С. Кьеркегор (1813—1855), но пика своей популярности экзистенциализм достиг как раз в 1960-е гг. в разгар молодежных движений, протестующих против западной культуры. Этот протест активно поддерживали экзистенциалисты.

Гуманистическая психология, прикрываясь демагогическим лозунгом «человек — не лабораторная крыса», абсолютизировала абстрактное понятие свободы. Она окончательно разорвала связь психологии и естествознания. Акцент на свободе воли и вере в возможность совершенствования человека был сделан без анализа его природы. Так, одно из центральных понятий гуманистической психологии — самоактуализация, представляет собой крайне идеализированную систему творческой реализации человека. Другим популярным идеализированным понятием стала эмпатия — способность воспринимать внутренний мир другого со всеми его оттенками. Как говорит в своем фундаментальном руководстве по психологическим системам американский психолог Н. Смит: «*...гуманистическая психология заменила душу понятием Я*» (Смит Н., 2003).

Еще более крайнюю позицию заняли представители **экзистенциальной психологии.** Наиболее известными из них являются швейцарский психиатр Л. Бинсвангер (1881—1966) и американский психолог Р. Мэй (1909—1994). В экзистенциальной психологии не только отвергались такие понятия, как ин-

стинкт, драйв, электрические процессы мозга, архетипы, но и само явление причинности и причинно-следственных отношений. Открыто отвергался экспериментальный подход. Целью психологии провозглашалось максимально точное описание феноменов, а не их объяснение.

Р. Мэй приобрел большую популярность в 1960-е гг. среди молодежи, выступая с резкой критикой «общества потребления». В своем бестселлере 1969 г. «Любовь и воля» он называл «нормального» человека современного индустриального общества «шизоидным» человеком (May R., 1969).

Направления гуманистической и экзистенциальной психологии можно рассматривать как рецидив давней болезни антропоцентризма в западной культуре. Человек при этом рассматривается как нечто уникальное, принципиально отличное от животного мира, как совершенно особый вид живых существ.

На пике своей популярности представители гуманистической психологии называли себя «третьей силой», что было, конечно, явным преувеличением. В своих работах «гуманисты» принимали гипотетическое за искомое, путали теории и спекуляции, исследования заменяли риторикой (Холл К., Линдсей Г., 1997). С критикой этих работ выступил такой глубокий психолог, как Г. Айзенк. В настоящее время можно наблюдать сближение «гуманистов» с идеями мистицизма. В связи с этим некоторые критики окрестили это направление «гуманно-мистической психологией». Многие психологи и специалисты по методологии науки склонны видеть скорый конец гуманистического направления (Смит Н., 2003).

11.4. Когнитивная психология

Другое направление с полным правом получило название «третьей силы», а затем стало ведущим направлением психологии. Это **когнитивная психология.** Ее становление и развитие обусловили революционные открытия в нейрофизиологии, развитие компьютерных технологий, разработки системного подхода и теории информации. «Рождение» когнитивной психологии обычно связывают с выходом книги американского психолога У. Найссера «Когнитивная психология» в 1967 г. (Neisser U., 1967). Книга стала теоретическим фундаментом нового направления.

Одним из предшественников когнитивной психологии можно считать выдающегося швейцарского психолога Ж. Пиаже (1896—1980). В своих фундаментальных исследованиях по детской психологии он впервые рассмотрел стадии когнитивного развития ребенка (Пиаже Ж., 2003). Ж. Пиаже был убежденным сторонником биологического подхода к изучению психики. Он писал: «*Я убежден, что никакой границы между биологическим и психологическим не существует*». Интересно, что Ж. Пиаже и Г. Айзенк были самыми цитируемыми из здравствующих психологов в конце XX в. Оба имели естественнонаучное образование, оба рассматривали естественные науки как фундамент психологии.

Когнитивная психология быстро заняла лидирующие позиции в психологии. В ней психика вновь оказалась в центре исследований, а в изучении психических процессов (восприятия, внимания, памяти, воображения, речи, мышления) стал активно применяться информационный подход. Организм начали рассматривать как систему по переработке и хранению информации, где работа мозга аналогична работе компьютера. Такой подход получил название «компьютер-

ной метафоры». Варианты «компьютерной метафоры» выдвигались параллельно с развитием компьютерных технологий.

Характерной особенностью когнитивной психологии, отличающей ее от других подходов, является использование понятия **репрезентаций** — мысленных образов. По-новому, в виде цепочки репрезентаций, стал представляться процесс мышления.

Неоспоримы заслуги когнитивной психологии в разработке проблемы памяти. Было показано, что информация, хранящаяся в памяти, влияет на процесс переработки информации. Бессознательное в когнитивной психологии стало рассматриваться как интегральная составляющая процессов обработки информации, позволяющая проводить эту обработку быстрее и эффективнее (Шульц Д. П., Шульц С. Э., 1998).

Несмотря на все успехи, разработки когнитивной психологии не нашли всеобщей поддержки в научном мире. В фокусе теоретических диспутов оказалось понятие репрезентаций, которые исходно представлялись как образы отражения внешнего мира. Такой взгляд породил проблему «двух миров». Получалось, что внутренний мир репрезентаций представляет собой не более чем иллюзию, а внешний реальный мир нам неизвестен. Ни одна из бесчисленных моделей репрезентаций, разработанных в когнитивной психологии, не выглядит убедительно. Эти модели встретили столь многочисленных противников, что от гипотезы репрезентаций начали отказываться даже некоторые когнитивисты.

Нет прогресса в разработке моделей мышления. «Компьютерная метафора» не смогла преодолеть давнюю проблему «гомункулуса» — наблюдателя репрезентаций. При анализе составляющих психического мы сталкиваемся с другой важнейшей проблемой: являются ли все компоненты психики (восприятие, научение, память, особенно сознание) частью единого целого, или некоторые из них являются независимыми феноменами?

Неудивительно, что разноголосица мнений явилась причиной центробежных тенденций внутри самой когнитивной психологии: среди ее последователей нет единства в трактовке фундаментальных понятий, основных терминов и определений.

* * *

Кроме рассмотренных направлений известно множество других психологических систем, влияние которых значительно меньше, а число приверженцев незначительно. Но не исключено, что именно в «маргинальных» системах спрятаны зерна истины будущей психологии. К сожалению, для всех направлений не стали определяющими предначертания Ж. Пиаже: в них практически отсутствуют сравнительно-филогенетические исследования. Только в самом конце XX в. рождается новое направление — эволюционная психология, в котором психика анализируется в русле эволюционных процессов.

11.5. Эволюционная психология

Эволюционная психология — это единственное направление в психологии, в котором адекватно отражены достижения генетики и эволюционной биологии. Сильной ее стороной является междисциплинарный подход. Анализ

взаимодействия биологического и культурного факторов в поведении человека позволил по-новому посмотреть на природу человека, на его историю и социальную организацию.

Основателями эволюционной психологии являются американские ученые Д. Туби и Л. Космидес. Они внесли важный вклад в понимание эволюционных механизмов возникновения культуры и показали, что культура имеет филогенетические истоки (Barkow J. [et al.], 1992). Наши инстинкты влияют на развитие культуры и общества значительно больше, чем культура влияет на формирование нашего поведения. Возникновение и эволюция культуры во многом определялись нашими генами. Именно генетические факторы определяют диапазон и направленность научения, лежащего в основе культурной преемственности. Человека и обезьян легче научить бояться змей, чем бабочек. В этом распространенном примере мы опять касаемся загадочной темы предрасположенности стимулов.

Эволюционная психология оперирует многочисленными примерами филогенетических корней человеческого поведения, расширив наши представления, полученные в исследованиях по этологии человека.

Люди, подобно другим приматам, в своей социальной организации всегда формируют иерархии. Они пронизывают все человеческое общество, причем часто в нем сосуществуют как официальные, так и неофициальные иерархии. Модель иерархических отношений социальной организации обезьян во многих аспектах демонстрирует сходство с наблюдаемыми отношениями у человека, что служит весомым аргументом в пользу ее биологической детерминации (Гудолл Дж., 1992).

«Всеобщая» любовь к лидеру-диктатору соединяет в себе филогенетические и культурные истоки. Она происходит от постоянного страха перед ним, но поскольку длительный страх — это психологически труднопереносимое состояние, оно преобразуется в любовь. Даже такое понятие, как «харизма», помимо культурных факторов, обусловлено биологическими составляющими в русле невербальной коммуникации. Ее ключевые сигналы универсальны для людей и высших приматов.

Обоснованность врожденности эмоций у человека наглядно подтверждается кросс-культурным анализом или сопоставлением одинаковых представлений в разных культурах. У всех людей эмоциональные выражения оказались весьма схожи.

Одно из центральных мест в эволюционной психологии занимает исследование полового поведения человека и роли полового отбора.

Еще Ч. Дарвин писал: «*Что касается меня, то я считаю, что из всех причин, которые привели к различиям во внешних признаках между расами человека и между человеком и животными, половой отбор был наиболее эффективным*».

Согласно теории родительского вклада Р. Триверса, половой отбор у человека проходил по стратегии выбора самками полового партнера (Trivers R., 1985). Английский генетик Р. Фишер (1890—1962) назвал такой половой отбор **неконтролируемым.** При этом образуется положительная обратная связь между предпочтением самками определенных черт у самцов и развитием у них этих черт (Fisher R., 1930).

Американский психолог Дж. Миллер (р. 1920) считает, что неконтролируемый половой отбор — основа невероятной скорости развития мозга человека в процессе эволюции (Miller G., 1998). Он объясняет ее результатом выбора

самкой полового партнера по критерию умственной «одаренности». Уникальность такого отбора у человека заключалась в необходимости когнитивного развития обоих полов, почему не наблюдается одностороннего превосходства мужского пола в уровне интеллекта.

Обширный материал, касающийся полового поведения человека, проанализировал Д. Басс — другой американский ученый, стоящий у истоков эволюционной психологии (Buss D., 1998). Помимо отбора по критерию когнитивных способностей, он отметил отбор по предрасположенности к долговременным связям (Buss D., 1994). Этот отбор столкнулся в эволюции человека с традиционной стратегией самцов на кратковременные связи, но необходимость длительной заботы о потомстве способствовала сильному селективному давлению в пользу долговременности. Хотя стратегия долговременных связей в значительно большей степени выражена у женщин, чем у мужчин, оба пола в той или иной мере могут использовать обе стратегии.

Находит поддержку в эволюционной психологии и рассмотренная выше версия о взаимосвязи полового отбора и агрессивности человека. Агрессивность становилась все более ценным адаптивным качеством, поскольку межгрупповой конфликт все чаще входил в жизнь наших предков. Более того, он становился важным фактором энцефализации (увеличения размеров головного мозга), так как способствовал многим навыкам (речь, творческое планирование, скорость принятия решений, кооперация, сотрудничество), необходимым для выживания группы (Палмер Дж., Палмер Л., 2003).

Косвенно вклад полового отбора в рост агрессивности наших предков подтверждает теория американского эволюциониста Дж. Даймонда (р. 1937), разработанная в конце 1980-х гг. Она являлась, по сути дела, приложением «принципа гандикапа» (т. е. предпочтение самками броских нефункциональных черт у самцов) к человеку. Теория Даймонда показывает неслучайность многих наших действий, их глубинную биологическую причину (Diamond J., 1992). Так, она довольно убедительно объясняет случаи «нелогичного» выбора, например, частое предпочтение девушками «плохих парней», подсознательно символизирующих образ сильного и агрессивного защитника. «Нелогичность» выбора, с точки зрения сегодняшнего дня, определяется действием древней филогенетической программы, сформированной еще в доисторические времена.

В эволюционной психологии рассматриваются биологические составляющие других проявлений полового поведения человека — табу инцеста, роль отца и отчима в развитии девочки, истоки гомосексуализма. Не все гипотезы выглядят одинаково убедительными, некоторые из них противоречивы, но все они являются векторами на пути к дальнейшему познанию природы и поведения человека.

Весьма различаются взгляды разных авторов на эволюцию брака в антропогенезе. Возможно, в ходе этой эволюции сменилось несколько разновидностей группового и парного брака. В связи с постоянным удлинением периода детства у человека в брачных отношениях должна была быть направленность, стимулирующая заботу самцов о самках и потомстве. Строго моногамный брак возникает у человека, вероятно, начиная с эпохи земледелия. В условиях селекции приверженцев кратковременных связей отбор мог быть направлен против «недостаточно ревнивых» представителей (Halliday T., 1980), что также укрепляло парный брак.

Согласно теоретическим установкам эволюционной психологии, психика — это специализированный механизм мозга, возникший в филогенезе для регуляции генетически детерминированного поведения с целью лучшей адаптации. Поскольку «психическое» в эволюции формировалось постепенно, мы не сможем четко назвать исходную систематическую группу, «владеющую психикой». В результате эволюционных преобразований у некоторых животных видоспецифические поведенческие программы способны подвергаться весьма незначительной коррекции, а у других они служат лишь «каркасом» для строительства новых моделей поведения. С этих позиций наличие психики надо признать у всех организмов, способных к коррекции поведения путем научения.

Когнитивные функции, с точки зрения эволюционной психологии, явились закономерным этапом развития психики как регуляторной системы поведения. Они возникли в процессе эволюции после образования адекватных нервных структур, требующих, в свою очередь, специфических генов, сформированных естественным отбором.

Представители эволюционной психологии постулируют наличие в психике человека большого количества врожденных стандартных схем, специализированных на выполнении конкретных задач. Эти схемы определяют направление процессов мышления, научения, памяти. Такой взгляд находит поддержку у многих когнитивистов, поэтому между двумя направлениями нет антагонизма (Смит Н., 2003).

Но эволюционная психология не раскрывает загадочных механизмов психики, которая в ней сливается с понятием научения. Не объясняется в ней и природа когнитивных процессов.

11.6. В дебрях когнитивных процессов

Таким образом, мы можем видеть, что на протяжении всей истории психологии ее раздробленность не позволяла создать единый научный язык, без которого нельзя говорить о целостной науке. Внутри каждого направления и у каждого автора создавалась своя терминология либо вкладывался разный смысл в одинаковые термины. Интересно вспомнить, что психологические термины принципиально не использовались в лабораториях И. П. Павлова, который всегда любил четкость и конкретность.

И сейчас, в начале XXI в. психология не сформировалась как наука, а остается конгломератом концепций разных авторов. Как говорится в одном из самых популярных учебников по истории психологии: «*...в психологии не было ни одного подхода или определения, в отношении которых все представители этой науки высказывали бы полное единодушие. Современная психология включает в себя множество дисциплин, которые объединяет лишь интерес к поведению и природе человека, а также стремление выработать хоть сколько-нибудь единый научный подход*» (Шульц Д. П., Шульц С. Э., 1998).

Автор глубоких трудов по проблеме сознания, профессор СПбГУ В. М. Аллахвердов пишет: «*К сожалению, основания психологии выглядят уж слишком шаткими и противоречивыми. Не потому ли психология до сих пор чувствует себя Золушкой на Королевском балу Науки*». Отметив, что число головоломок в психологии столь велико, что даже перечислить их невозможно, он продолжает:

«*Самое удивительное, что многие, казалось бы, бросающиеся в глаза загадки и вопиющие нелепости в их объяснении зачастую даже не замечались исследователями, спешившими как можно быстрее окунуться в бесконечную эмпирическую трясину*» (Аллахвердов В. М., 2003).

Другой психолог СПбГУ В. В. Никандров, подводя итоги развитию психологии к началу XXI в., говорит по этому поводу: «*...психология как научная дисциплина до сих пор не оформилась в целостную конструкцию*» (Никандров В. В., 2008). Еще более резко пишет российский психолог В. М. Розин: «*...психологическая наука и практика переживают перманентный кризис... Говоря о кризисе в психологии, мы имеем в виду резкое падение интереса к фундаментальным психологическим теориям, усиливающуюся критику ее основ и методологии*». Автор считает, что неопределенность фундаментального понятия «психика» не позволяет психологии объяснить ряд принципиальных фактов: переживания произведений искусства, психические заболевания, сновидения, измененные состояния сознания, наблюдения эзотерической практики (Розин В. М., 1997).

Проблемы кризиса в психологии заполнили страницы научных и научно-популярных работ. Подробно причины и следствия этого кризиса были рассмотрены мною ранее (Курчанов Н. А., 2008).

Сейчас мне бы хотелось кратко остановиться на вопросе специальной терминологии, являющейся «родным» языком любой науки. В этом вопросе также следует обратить внимание на работы В. М. Аллахвердова, который особо подчеркивает терминологическую путаницу в психологии: «*Привычной стала ситуация, когда сосуществуют сотни противоречащих друг другу определений одного и того же понятия*» (Аллахвердов В. М., 2003).

С ним солидарен американский психолог (а до 1987 г. — также профессор Ленинградского университета) Л. М. Веккер (1918—2001), который особо подчеркивал, что за 150 лет существования научной психологии никто не смог дать однозначного определения психики (Веккер Л. М,, 1998).

Долгие споры вокруг понятия психики невольно порождают вопрос — а нужен ли этот термин вообще? Где проходит граница между психикой и научением? Или одно входит в состав другого? Как разделить животный мир на «обладающих» и «не обладающих» психикой? Можно ли говорить о психике улитки, червя, медузы? Версия отдельного «ментального мира» открывает перспективы рассуждений о психике растений, бактерий и даже камней. Является ли мышление и сознание самостоятельными феноменами, или это искусственно вырванные характеристики единой психики? Как встроена в структуру психики память? Или она и есть сама психика?

В западной литературе психику часто понимают как синоним разума (mind), подразумевая под разумом сознание. Примерно так рассматривает психику и В. М. Аллахвердов, который предлагает отказаться от этого термина (Аллахвердов В. М., 1993). Автор указывает, что это типично для современной психологии: «*Ключевые понятия „психика“ и „сознание“ разделены очень плохо. У многих авторов мы видим их явное или неявное отождествление*» (Аллахвердов В. М., 2003).

В своих работах В. М. Аллахвердов активно и последовательно критикует традиционное выделение в психике самостоятельных процессов: ощущений, восприятий, мышления, воли, памяти, воображения и т. п. Поставив вопрос, «*...осознают ли животные результат своих мыслительных операций*», автор кон-

статировал, что на него нельзя дать вразумительный ответ, при этом резонно отвергнув термин «допонятийное мышление» (Аллахвердов В. М., 2003). Значит, нельзя провести четкую границу между явлениями мышления и сознания. То же можно сказать и о памяти, которая принимает участие в работе всех когнитивных структур.

Действительно, принятая классификация психических процессов является примером эмпирической, а не естественной. Размытость границ отмеченных явлений показывает, что не стоит надеяться найти в их основе принципиально разные механизмы. Некоторые процессы (например, воля) представляют собой мифическую фикцию. Академик П. В. Симонов считал, что атрибуты воли полностью выражаются через понятия мотивации (Симонов П. В., 1987). Но можем ли мы быть уверены в том, что психика представляет собой единый процесс? Не подлежит сомнению, что именно раскрытие механизмов памяти позволит понять ее сущность.

Термин «психика» столь прочно вошел в лексикон, что от него нет необходимости отказываться, но понимать его в настоящий момент следует как метафору. Можно сказать, что этот термин дублирует понятие когнитивных процессов, которое хоть и «более научное», но не более определенное.

В. Вилюнас анализирует эту проблему, рассматривая когнитивные процессы как эволюционное развитие ориентировочных процессов. Однако автор справедливо отмечает, что поиск «инстанции», накапливающей прошлый опыт для реализации новых путей «*...уводит в область спекулятивных построений*». Рассматривая психику как аппарат ситуативной регуляции целенаправленного поведения, В. Вилюнас отмечает «*...несостоятельность всех попыток объяснить ее онтологическую природу*», но выражает уверенность в несводимости психики к физиологическим процессам (Вилюнас В., 2006).

Среди объяснений возникновения психики в эволюции не потеряла своей актуальности версия И. М. Сеченова (1829—1905) о решающем значении способности к торможению, «освободившей» организм от однозначности реакции на раздражитель.

Огромное значение имеет решение проблемы места мышления и сознания в структуре психики. Даже те авторы, которые допускают наличие мышления у животных, обычно оставляют сознание исключительно человеку. К этому вопросу мы еще вернемся в следующей главе.

11.7. Психодиагностика

Не найдя ответа на вопросы относительно природы когнитивных процессов, психологи, тем не менее, активно принялись их измерять. Для этого в психологии изобрели такое понятие, как **интеллект**, и такой «инструмент», как тесты интеллекта. Но если мы не знаем, что измеряем, то получим как в сказке: найди то, не знаю что.

Известный психолог, ведущий российский специалист в области когнитивной психологии В. Н. Дружинин (1956—2001) так определил взаимосвязь понятий мышления и интеллекта: «*Интеллект — это способность к мышлению*» (Дружинин В. Н., 2002). Это определение можно принять за рабочую гипотезу,

связывающую два понятия. Однако само понятие интеллекта настолько неоднозначное, что только осложняет проблему когнитивных функций. Многие вопросы (сколько атрибутов у интеллекта, сколько видов интеллекта и т. д.) являются темами дискуссий уже десятки лет.

Подавляющее большинство работ по исследованию интеллекта, проводимых почти на всем протяжении XX в., опирались на результаты тестов интеллекта. Первый такой тест был предложен в 1890 г. американским психологом Дж. Кеттелом (1860—1944), которого можно считать основателем тестологии. Методические и методологические подходы тестирования были сформулированы в 1900 г. немецким психологом В. Штерном (1871—1938) в книге «О психологии индивидуальных различий». Именно В. Штерн впервые ввел термины «дифференциальная психология» и «коэффициент интеллекта».

Широкое распространение тесты интеллекта получили благодаря деятельности французского психолога А. Бине (1857—1911). Особую популярность они приобрели в США. В 1920-е гг. США охватила настоящая эпидемия тестирования. Однако нескончаемый поток острых дискуссий снизил массовый интерес. Каких вопросов касались дискуссии? Множество работ посвящено анализу достоверности исследований, роли среды, образования, условий жизни и схожести этих условий при выявлении генетической составляющей. Суммируя эти работы, роль генетической составляющей интеллекта можно оценить примерно в 50 %, хотя у разных авторов диапазон оценки колеблется от 40 до 80 %. Но каждый раз в подобных исследованиях вставал вопрос: ***«А что же измеряют тесты?»***. Какова связь тестов интеллекта с самим интеллектом?

В последнее время все чаще высказываются сомнения в связи результатов тестов IQ и интеллекта как критерия умственных способностей. Обращает на себя внимание отсутствие корреляции между показателями IQ и учебной успеваемостью. Значения IQ представляют собой стандартизированную оценку способности решения конкретного теста. Есть ли вообще взаимосвязь между показателями IQ и интеллектом? Большую популярность приобрело давнее ироничное изречение американского психолога Э. Боринга (1886—1968): «*Интеллект — это то, что измеряется тестами интеллекта*». Примем это положение также за рабочую гипотезу. Подробнее проблема тестов интеллекта рассматривалась мною ранее (Курчанов Н. А., 2006; 2009).

Тестирование не ограничивается тестами интеллекта. С начала XX в. стремительно росло число тестов, расширялась сфера их приложения. Тестирование становится основным инструментарием психологии. На волне этого потока рождается психодиагностика, которая ставила своей целью создать единые методологические принципы тестирования. Термин «психодиагностика» ввел в 1921 г. швейцарский психиатр Г. Роршах (1884— 1922), который ограничивал ее применение рамками психиатрии. Однако и среди психиатров отношение к тестам сложилось скорее негативное. Крупный специалист в исследованиях шизофрении, немецкий психиатр К. Леонгард (1904—1988) писал: «*...в первую очередь надо наблюдать за человеком, а не опрашивать его*» (Леонгард К., 2001).

Г. Роршах стал автором знаменитого теста «чернильных пятен», названного его именем (рис. 11.2). При тестировании испытуемый описывает ассоциации, которые вызвало в нем каждое «пятно». Разработаны многочисленные системы



Рис. 11.2. Тест «чернильных пятен» Роршаха

интерпретации теста, однако до сих пор не ясно, что он выявляет. Хотя нельзя отрицать, что в тесте Роршаха есть какая-то скрытая притягательность.

Этот тест заложил начало проективным методикам, которые приобрели особую популярность в конце 1930-х гг. Другим популярным проективным тестом стал тест ТАТ (*тематический апперцептивный тест*), разработанный К. Морган и основателем персонологии Г. Мюрреем. В нем испытуемые описывают картинку неопределенного содержания, на которую (как считается) они проецируют свои проблемы.

Сложно говорить о «научности» проективных тестов. В них непонятное измеряется неизвестным. Даже приверженцы тестологии отмечали сложность и неоднозначность интерпретации проективных тестов. Но так ли уж отличаются от них другие тесты? Важнейший критерий, характеризующий тесты, — **валидность.** Это показатель отражения в результатах теста именно того свойства, для диагностики которого он предназначен. Часто ли декларируемая валидность соответствует действительности?

В 1950—1960-е гг. наступает период расцвета личностных опросников, преподносимых как максимально объективные виды тестирования. Наиболее известными опросниками являются MMPI и 16-факторный опросник английского психолога Р. Кеттелла (1905—1998). Р. Кеттелл является создателем оригинальной теории личности, построенной на принципах факторного анализа. Важную роль в детерминации поведения он отводил генетическому фактору, отмечая его недооценку другими психологами (Холл К., Линдсей Г., 1997). Что касается валидности опросников, то я не думаю, что по этому критерию они отличаются от проективных тестов. В частности, в различных исследованиях давно замечена тенденция ответов в сторону «надо хорошо выглядеть».

В целом, следует признать, что тестомания, охватившая вначале США, а затем и остальной мир, — печальное явление. Можно порадоваться, что популярность тестов в настоящее время резко упала. Более чем вековая история тестирования ничего не прибавила в нашем понимании психики. Ведущий российский специалист в области психодиагностики М. А. Холодная смело характеризует

это направление: «*Психодиагностики как области знаний не существует, поскольку уровень развития психологии не позволяет на основе результатов теста прийти к психологическому диагнозу и, тем более, к прогнозу поведения*» (Холодная М. А., 2004).

* * *

Психология не случайно заблудилась в поисках психики. Человек — основной объект ее исследований, обильно снабжал психологию загадками и парадоксами.

11.8. Парадоксы психики человека

Быстрое развитие когнитивных способностей в ходе антропогенеза имело не только позитивный эффект, но и сопровождалось целым рядом негативных последствий. Эта взаимосвязь породила многочисленные парадоксы человеческой психики.

Большой интерес издавна вызывала тенденция иррационального в психике, которая наблюдается на протяжении всей истории человечества. Иррациональное привлекало представителей самых разных наук: культурологии, психологии, психиатрии, философии. Подробно рассмотрены явления магии, колдовства, мифа, необычных состояний сознания.

Основоположник отечественной нейрогенетики С. Н. Давиденков (1880—1961) подошел к этим явлениям с эволюционной точки зрения. Он выдвинул концепцию **парадокса нервно-психической эволюции**: чем выше пластичность мозга у организма, тем больше его подверженность патологическим состояниям. Иррациональное в психике С. Н. Давиденков рассматривал как сбои в работе мозга.

Признавая отрицательное влияние «выключения» естественного отбора на развитие нервной системы, способствующее сохранению в популяции разнообразных отклоняющихся вариантов, С. Н. Давиденков также обратил внимание на роль культа невротических реакций в традициях магии и шаманизма первобытного общества: «...*истерия первобытных народов начала принимать стабильную и узаконенную форму*» (Давиденков С. Н., 1947). Вполне возможно, что невротизация психики человека и явилась следствием направленности эволюции мозга на когнитивные способности. Интересно отметить, что селекция лабораторных животных на когнитивные способности часто сопровождается параллельной невротизацией, что создает селекционный барьер. Остроумно звучит шутка русского поэта-символиста Вячеслава Иванова (1866—1949): «*Обезьяна сошла с ума и стала человеком*».

Эту версию подтверждают наблюдения взаимосвязи психопатологии и творческих способностей. В свое время огромной популярностью пользовалась книга «Гениальность и помешательство» итальянского ученого Чезаре Ломброзо (1835—1909). Автор считал, что он «*нашел ключ к пониманию таинственной сущности гения*» (Ломброзо Ч., 1995).

Немецкий невропатолог П. Мёбиус (1853—1907) основал целое научное направление — патографию. Оно посвящалось анализу развития творческих способностей личности с точки зрения психопатологии. Основываясь на принципах

патографии, П. Мёбиус написал интересные биографии Ж.-Ж. Руссо, А. Шопенгауэра, В. Гёте.

О связи между депрессией и творческими способностями рассуждает в своей книге Д. А. Жуков, отталкиваясь от картины А. Дюрера «Меланхолия» (Жуков Д. А., 2007). Еще Аристотель заметил, что «*все выдающиеся философы, ученые, поэты, художники были меланхолики. Меланхолия опасна для здоровья, но обостряет ум*». Именно меланхолики значительно чаще других впадают в депрессию. Но депрессивный склад души располагает к размышлениям, что способствует успеху в творчестве.

Английский невролог О. Сакс также считает, что в избыточном потенциале скрываются «монстры болезни», когда «Я» человека вначале становится сообщником недуга, а потом превращается в его слугу (Сакс О., 2010).

Не являются ли наши психические проблемы эволюционной платой за «слишком» высокий уровень когнитивных способностей? Не это ли главная причина «трагизма человеческого существования», отмеченного еще древними философами, а затем многократно воспетого писателями и поэтами? Не это ли причина ожесточенной агрессии человека против своего разума? Алкоголизм, наркомания, психоразрушающая музыка сопровождают цивилизацию с первых дней ее появления, с каждым годом усиливая давление. Как образно заметил американский психолог Р. Мэй: «*По иронии природы человеку всегда свойственно ускорять шаг, когда он сбился с пути*» (May R., 1969).

Катастрофические последствия имело открытие неконтролируемого «доступа» к поощрительной системе мозга, совершенного уже на самых ранних этапах развития цивилизации. Известно, что в природе эта система находится под строгим контролем. «Психофармакологическое будущее» человека — излюбленная тема писателей-фантастов. Когда наступит предел прочности нашей психики?

В поисках ответа на этот вопрос был использован кибернетический подход. Так, нерациональность и неадекватность человеческого поведения можно рассматривать как свойство, возникшее в связи с избыточной сложностью нашего мозга и функциональной несогласованностью различных его областей (Клименко Р. Е., 1994). Про избыточную сложность мозга говорил еще основатель кибернетики Н. Винер: «*...человеческий мозг, вероятно, уже слишком велик, чтобы он мог эффективно использовать свои возможности... Быть может, мы стоим перед одним из тех природных ограничений, когда высококвалифицированные органы достигают уровня нисходящей эффективности и, в конце концов, приводят к угасанию вида*» (Винер Н., 1983). Другой теоретик кибернетики У. Эшби подчеркивал, что нереализованный потенциал системы всегда приобретает деструктивную направленность (Ashby R., 1956).

Эти взгляды согласуются с постулатами теории эволюции. С эволюционной точки зрения, чрезмерно высокий уровень организации, не соответствующий условиям данной среды, уменьшает приспособленность организмов к существованию в ней.

Давно известно явление прогрессивного укрупнения организмов или их органов в ходе эволюции. Яркими примерами могут служить гигантские динозавры, третичные млекопитающие, палеозойские амфибии и насекомые, клыки саблезубых кошек, рога ирландского оленя. Такое направление, подробно проанализированное нашим выдающимся эволюционистом И. И. Шмальгаузеном, обычно заканчивается вымиранием группы (Шмальгаузен И. И., 1969). Гигантизм — это резкое сужение адаптивной зоны. Развитие мозга человека многими

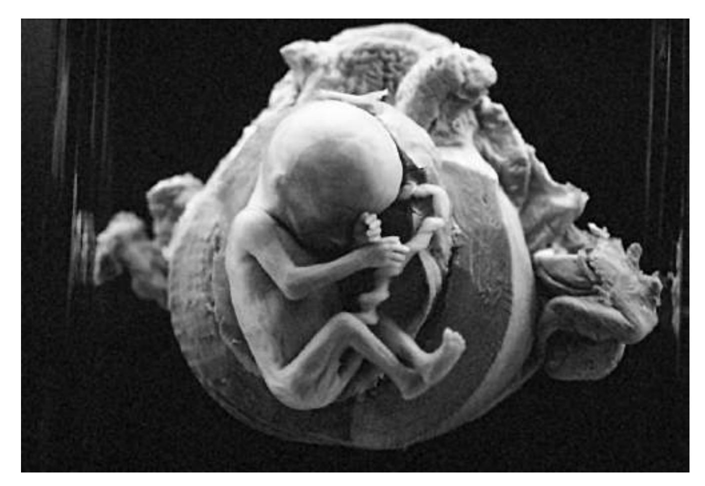


Рис. 11.3. Не слишком ли велик мозг человека?

эволюционистами также рассматривается как пример гипертрофии органа (Бердников В. А., 1991). Именно здесь следует искать ответы на вопросы, поставленные психоанализом (рис. 11.3). Не надо конструировать мифические «либидо-мортидо» в психике человека — гуманитариям и политикам можно посоветовать кратко ознакомиться с законами генетики и эволюции.

Таким образом, в эволюции психики человека, вероятно, сфокусировались несколько самостоятельных негативных явлений: неадаптивность филогенетического наследия человека в условиях цивилизации, «выключение» естественного отбора, гипертрофия функции, прогрессирующая невротизация, агрессия против разума, манипулирование психикой. Добавим сюда рассмотренный выше биологический пресс регуляции численности популяций, обусловленной перенаселенностью.

Неудивительно, что весьма популярным стало выражение английского философа и писателя А. Кестлера (1905—1983) «*человек — ошибка эволюции*». В русле этого изречения сформировался гигантский поток литературы (научной, научно-популярной, художественной), демонстрирующей нерациональность поведения человека и предсказывающей трагический финал его эволюции.

Конечно, А. Кестлер был не первый, кто обратил свое внимание на парадоксальность «прогрессивности» человека. В литературе, посвященной развенчанию «венца творения», авторы любят приводить длинный список цитат мыслителей древности, ниспровергающих человека с верхней ступеньки мироздания.

В Новое время Ж. Б. Ламарк писал: «*Человек, ослепленный эгоизмом, сам способствует уничтожению средств к самосохранению и тем самым — истреблению своего вида. Назначение человека как бы заключается в том, чтобы уничтожить свой род, предварительно сделав земной шар непригодным для обитания*». Эти слова сказаны задолго до индустриальной эры, с которой связывают глобальные экологические проблемы.

Немецкий философ И. фон Гердер (1744—1803) называл человека «*существом, полным недостатков*». Один из основателей философской антропологии Г. Плесснер (1892—1985) гипертрофированное развитие мозга сравнивал с развитием паразита.

Не будем упрекать этих авторов в преувеличении. Шведский ученый Ян Линдблад, иронизируя по поводу видового наименования человека «*sapiens*», пишет: «*...позволительно усомниться в верности эпитета „разумный“, когда видишь, что „развитие“ и „прогресс“ повлекли за собой*» (Линдблад Я., 1991). Наглядным подтверждением сказанному служит тенденция к росту суицидов, характерная для всего мира. Этот факт будет очень трудно игнорировать гуманитариям-антропоцентристам, которые продолжают выдумывать оптимистические прогнозы выхода цивилизации из кризиса.

Неужели психика возникла в процессе эволюции только для того, чтобы себя уничтожить? На этот вопрос мы не сможем ответить, пока не поймем ее природу. Одним из важнейших «ключей» к пониманию природы психики является раскрытие механизмов памяти — самой интригующей области современной нейробиологии.



ГЛАВА 12

ПАМЯТЬ И СОЗНАНИЕ

«Я сделал это» — говорит моя память.
«Я не мог сделать этого» — говорит
моя гордость и остается непреклонной.
В конце концов, память уступает.

Ф. Ницше (1844—1900),
немецкий философ

В истории физиологии и психологии память является одним из наиболее активно изучаемых феноменов. Хотя в результате многолетних исследований накоплено огромное количество экспериментального материала, зафиксированы разнообразные изменения в клетках нервной системы, природа памяти не раскрыта. В настоящее время нет единой теории, объясняющей ее механизмы. Вместе с тем, именно в тайнах памяти скрываются тайны психики. С памятью неразрывно связан феномен сознания — одна из величайших загадок природы.

12.1. Проблема природы памяти

Вопрос природы памяти интересовал человека с самых древних времен. Где она «хранится»? Что служит ее единицей? В физиологии закрепилось и получило самое широкое распространение несколько абстрактное понятие энграммы. **Энграмма** — это совокупность изменений в нервной системе, связанных с фиксацией следа памяти. Термин «энграмма» был предложен английским биологом Дж. Янгом еще в 1950-е гг., но он до сих пор остается не более чем метафорой.

Сколько нейронов участвует в фиксации каждой энграммы? Связана ли память с одними и теми же нейронами или «циркулирует» от одних к другим? Где энграммы локализуются в структуре мозга? Принадлежат ли они одному определенному участку или разбросаны по всему мозгу? Является ли память единым процессом, или она представляет собой несколько самостоятельных процессов? Споры вокруг этих вопросов отражают противоречивость данных, полученных при изучении мозга.

Процесс закрепления энграмм получил название **консолидации.** Одной из структур мозга, необходимых для консолидации, является *гиппокамп.* Эта область старой коры переднего мозга (*архикортекса*) получает информацию (прямо или опосредованно) от всех органов чувств. Несмотря на разницу в организации мозга птиц и млекопитающих, у представителей обоих классов повышение способности к запоминанию связано с увеличением *гиппокампа*, что подтверждает его несомненную роль в механизмах памяти. Важную роль также играют *миндалина* и некоторые ядра *таламуса.* Но все эти структуры являются не «хранилищем» энграмм, а носителями систем, регулирующих их фиксацию и воспроизведение.

Эксперименты показали, что вследствие разрушения *гиппокампа* утрачивается способность вспоминать недавние события и запоминать новые, в то время как память на прежние события может сохраняться. Ее хранение связали с *неокортексом*, однако опыты по удалению участков *неокортекса* обученных крыс с целью обнаружения точной локализации энграмм оказались безрезультатными. Удаление более крупных участков коры давало выраженный эффект, но при этом происходила не потеря отдельных следов памяти, а ее общее ухудшение.

Следует подчеркнуть, что выводы из травмирующих экспериментов весьма ненадежны. Доминирующая тенденция нейрофизиологии экстраполировать наблюдения работы поврежденного мозга на выявление нормальных функций получила ироничное название «выявление функции по дисфункции». У истоков этого подхода находятся работы по исследованию поведения шотландского врача М. Холла (1790—1857) и французского анатома П. Флоранса (1794—1867). В настоящее время такой подход вызывает серьезную критику. Мозг — это структура с многообразными способами функционирования. При повреждении определенных зон мозга могут нарушиться оптимальные связи, но формируются новые «обходные» пути, поэтому память нельзя жестко привязывать к одному месту — она существует в динамичной форме. Более того, информация о разных свойствах объекта может храниться в разных участках мозга.

«Неуловимость» энграмм привела исследователей к мысли, что они представляют собой не «записи», а процессы, активируемые в ходе воспоминания. Скорее всего, такие процессы не носят строго локального характера, а «размазаны» по обширной нервной сети. Это может означать, что энграммы в разное время реализуются разными нейронными группами, а ансамбли задействованных нейронов постоянно меняются.

Большой резонанс в 1950—1960-е гг. вызвали эксперименты по «переносу» памяти и поиску «веществ-переносчиков». Доказательств «переноса» не получили. Рассмотренные кандидаты на роль «переносчиков», вероятнее всего, воздействуют на экспрессию генов, задействованных в формировании памяти. При этом они активируют способность к обучению, а не переносят сформированный навык.

Несмотря на многократные опровержения, идея «молекул памяти» продолжает притягивать к себе исследователей. Новый виток интереса к ней был обусловлен успехами иммунологии. Поиск общего между нейробиологической и иммунологической памятью привлекает многих ученых.

12.2. Системы памяти

Важной вехой в разработке проблем памяти явились работы канадского психолога Д. Хебба (1904—1985). В книге «Организация поведения» он первый дал обоснованную версию механизма образования энграмм как изменения эффективности синапсов (Hebb D., 1949). Эта гипотеза до сих пор имеет наибольшее число приверженцев, хотя не является единственной.

Д. Хебб также выдвинул гипотезу двойственной природы памяти, разделив ее на кратковременную (КП) и долговременную (ДП). Он полагал, что КП не оставляет никаких следов, а ДП обусловлена структурными изменениями в нервной системе.

Проблема взаимосвязи КП и ДП на долгие годы определила направление исследований нейробиологов. Являются ли КП и ДП последовательными этапами единого процесса памяти либо независимыми параллельными процессами — ответ на этот волнующий вопрос не получен до сих пор. Многие нейрофизиологи стали сторонниками версии принципиальной несводимости КП и ДП, рассматривая исходную активацию как параллельный запуск механизмов КП и ДП. Сторонники коннекционистского подхода, наоборот, придерживались взглядов единства структурных элементов памяти, понимая под ними нейронные сети.

В пользу версии отличающихся механизмов КП и ДП часто преподносится явление *ретроградной амнезии* — потери памяти на события, предшествующие травме, при сохранности памяти на более ранние события. Это же явление мы наблюдаем в экспериментах и лечении электрошоком. Однако в других исследованиях показано, что шок не разрушает энграммы, а лишь затрудняет доступ к ним, поэтому снятие послешоковой амнезии возможно. Эксперименты по восстановлению памяти весьма многочисленны, но динамика восстановления представляется весьма сложной.

Иногда из КП выделяют сенсорную (иконическую) память со временем удержания информации менее одной секунды. Понятие сенсорной памяти как отличной от КП было введено Р. Аткинсоном и нашло поддержку многих ученых (Аткинсон Р., 1980).

Из ДП иногда выделяют пожизненную память (ПП), связанную с наиболее устойчивой перестройкой генома. Здесь необходимо остановиться на феномене, получившем название эйдетической памяти («помню все»). Такое явление не является полезным даром в когнитивном развитии. Возможно, дифференциальное забывание является необходимым фактором формирования синтетических способностей. Эйдетическая память, в той или иной степени, заложена в детском возрасте, а затем у большинства людей исчезает. Вероятно, гибкая система «помнить или нет» имеет важное адаптивное значение. Мы быстро забываем факт, потерявший для нас актуальность, но этот же факт будет сохранен, если он важен для нас.

Привязанность такого сложного явления, как память, к одному критерию (времени) изначально вызывала справедливые возражения нейробиологов. Попытки внести другие критерии и представить новые классификации памяти только обостряли споры, поскольку в любой науке ничто не вызывает столько разногласий, как систематизация. В настоящее время нейрофизиологи чувствуют, что многие существующие классификации памяти (особенно в психологии) явно упрощают действительность.

Вместе с тем, предложенное американским нейрофизиологом Л. Сквайром выделение процедурной (знания о том, как действовать, усвоение навыков) и декларативной (знания о событиях и фактах) памяти нашло самую широкую поддержку (Squire L., 1987). В психологии человека часто применяются аналогичные понятия имплицитной и эксплицитной памяти.

Процедурный и декларативный виды памяти действительно демонстрируют фундаментальные различия, которые должны, по всей видимости, определяться разными механизмами переработки информации в мозге. Декларативная память может храниться пожизненно, тогда как процедурная, если ее не использовать, постепенно угасает. В пользу принципиальных отличий процедурной и декларативной памяти говорят и многочисленные клинические наблюдения. При

различных нарушениях декларативная память страдает более выраженно, чем процедурная, которая может вообще не изменяться.

Канадским нейропсихологом Э. Тульвингом (Tulving E., 1983) было предложено разделение декларативной памяти дополнительно на *эпизодическую* (память на события индивидуальной жизни) и *семантическую* (память на информацию, не связанную с личной жизнью).

Не вызывает сомнения, что первоначально в эволюции появилась процедурная память, основанная на принципах ассоциативного и неассоциативного научения. Если процедурная память характерна для большинства представителей животного мира, то вопрос распространения в живой природе декларативной памяти остается предметом острых дискуссий. Эксперименты этологов показали ее наличие у приматов, дельфинов, попугаев, врановых. Несомненно, что декларативная память самым тесным образом связана с интеллектом. Чем больше мозг, тем больше информации в нем фиксируется и хранится, причем однообразие событий внешнего мира не сильно сказывается на этом процессе.

Различаются ли процедурный и декларативный виды памяти по своей локализации в структурах мозга и по своим биохимическим и физиологическим проявлениям? Существует ли универсальный клеточный механизм памяти? Хотя мы не знаем многих деталей молекулярных механизмов памяти, современные методы исследования мозга, такие как позитронно-эмиссионная и магнитно-резонансная томография, позволяют получить много интересных данных. Прогресс нейрофизиологии памяти позволил сформулировать первые гипотезы.

12.3. Нейрофизиология памяти

Уже в своих основополагающих работах Д. Хебб не обошел вниманием проблему нейрофизиологических механизмов памяти. Что показали дальнейшие наблюдения? Память и научение — это две стороны одной медали. Процессы перевода памяти в долговременную форму и научения неразрывно связаны между собой. Даже простейшие формы научения основаны на запоминании чего-то. Хотя с развитием в эволюции когнитивных функций понятие памяти становится шире, понимание физиологических механизмов научения на клеточном и молекулярном уровне, которые рассматривались выше, лежит в основе ее изучения.

К настоящему времени получила нейрофизиологическое подтверждение версия «синапсов Хебба». Результаты исследований показали, что нейроны, возбуждающиеся синхронно, имеют тенденцию укреплять синапсы, образованные ими на общей постсинаптической клетке, в то время как нейроны, возбуждающиеся асинхронно, будут конкурировать за образование синапсов до тех пор, пока постсинаптическая клетка не останется под контролем лишь одного из этих нейронов. Такая закономерность установления конвергентных связей в результате синхронного возбуждения получила название правила ассоциативного синаптогенеза (Альбертс Б. [и др.], 1987).

Особенно убедительным нейрофизиологическим выражением «синапсов Хебба» был представлен феномен долговременной потенциации (ДВП), открытый Т. Блиссом и Т. Ломо в *гиппокампе* кроликов (Bliss T., Lomo T., 1973).

Предполагаемые механизмы ДВП были рассмотрены нами ранее. Большинство нейрофизиологов усматривают ее взаимосвязь с памятью. Однако эта связь остается только гипотезой, поскольку нет строгих доказательств причинно-следственной зависимости (Николс Дж. [и др.], 2008).

Как было сказано выше, фундаментальные различия предполагаются физиологами между процедурной и декларативной памятью.

Процедурная память основана на биохимических изменениях в тех нервных сетях, которые участвуют в усвоенных действиях. Она зависит от многих мозговых структур, в ней больше задействованы сенсорные и моторные зоны коры. В ее основе лежит формирование условных рефлексов.

Декларативная память зависит от специфических мозговых структур. Именно она требует переработки информации в гиппокампе и таламусе, тогда как процедурная память с ними, вероятно, не связана.

Что можно сказать по поводу классификаций, основанных на временных характеристиках? Хотя в этих процессах выявлены различные механизмы, сложно признать их независимость и параллельное развитие. Более правдоподобно представить их как последовательные этапы единого процесса. Причем количество этапов в работах разных авторов варьирует.

Понятия КП и ДП, вероятно, ограничены декларативной памятью и не применимы для процедурной памяти (Роуз С., 1995).

В основе КП предполагается явление временного повышения проводимости синапсов. Нейрофизиологами давно показано, что чем чаще функционирует синапс, тем лучше его проводимость (Eccles J., 1977). Однако в этом правиле имеются многочисленные исключения — информация может прочно храниться в памяти с одного предъявления, а может упорно не фиксироваться и после многих повторов.

В основе ДП чаще всего видят стойкое изменение синаптической проводимости в результате нейрохимических преобразований. Эти преобразования обычно связаны с изменением экспрессии генов нейрона, что приводит к синтезу новых белков. При этом может происходить как активация ранее «молчащих» генов, так и повышение уровня экспрессии функционирующих генов. Синтезированные молекулы белков транспортируются к синаптическим мембранам и включаются в состав каналов. В результате изменяются функциональные характеристики мембранных структур синапса.

Отметим, что консолидация памяти, связанная с активацией «молчащих» синапсов, неизбежно сопровождается реорганизацией цитоскелета (Шаталкин А. И., 2009). Еще раз можно убедиться, что роль этого отдела клетки до конца не познана (Tabony J., 2006).

Переход информации в ДП не означает, что она не может быть забыта. Информация подвергается дальнейшим преобразованиям, пока реорганизованный материал не отправится на постоянное хранение (Блум Ф. [и др.], 1988). Вероятно, такая реорганизация определяет особенности пожизненной памяти. Некоторые модели отводят важную роль в реализации пожизненной памяти клеткам глии (Куб Э., 2011). Возможно, какую-то роль играет процесс обратной транскрипции, который может обусловливать избирательную амплификацию специфически активных генов при обучении (Титов А. А., 1999). Есть данные, что в долговременной памяти сохраняется лишь информация, активированная во время быстрого сна (Carlson N., 1994).

Анализ роли различных «информационных молекул» в механизмах памяти проводится в многочисленных работах по нейрохимии. Среди нейромедиаторов исследовалось влияние *ацетилхолина, дофамина, серотонина, ГАМК*, но наибольший эффект обнаружен у *глутаминовой кислоты.* Среди нейропептидов, способных модифицировать процесс обучения и памяти, следует выделить *АКТГ, вазопрессин*, *окситоцин*.

За долгие годы исследований накопилось много данных, противоречащих концепции временной организации памяти. Уже давно выдвинуты гипотезы, рассматривающие память как единое целое, без разделения КП и ДП (McGaugh J., Gold P., 1976). Согласно гипотезе активной памяти, энграммы могут находиться в активном состоянии, когда они доступны для извлечения, и в неактивном состоянии, когда они недоступны. Активное состояние энграммы определяет электрическая активность. Энграммы легко теряют активность, но могут быть восстановлены (Греченко Т. Н., 1997). В этом плане особый интерес представляют наблюдения феномена **реминисценции** — спонтанного воспоминания забытого.

Эйдетическая память, реминисценция и опыты У. Пенфилда по воссозданию забытых картинок прошлого при нейрохирургических операциях приводят к версии фиксации в памяти всех энграмм мгновенно и навсегда. Однако доступность их для воспроизведения различна и опосредована многими факторами. Это заставляет по-новому посмотреть на процесс забывания. Возможно, забывание — это просто трудности перевода памяти в активную форму. Аналогично информация, стертая на компьютерном диске и недоступная простому пользователю, может быть восстановлена опытным программистом.

Версия активной памяти имеет свои недостатки. Она переносит проблему памяти с места хранения на процесс воспроизведения. Обоснованная критика данной версии дана в работах В. М. Аллахвердова. Куда теряется «программа воспроизведения» энграмм? Почему одни программы «прочные», а другие нет? Как объяснить различия в сохранении «следа памяти» при разных экспериментальных методах и на разных стадиях заучивания? Как и почему модифицируется программа воспроизведения? По мнению автора, именно неубедительность существующих теорий памяти часто толкает студентов «*...в гуманистические и психоаналитические дебри*» (Аллахвердов В. М., 2003).

12.4. Сознание

Является ли сознание составляющей психики или это независимый феномен? Если оно составляющее психики, то кому оно свойственно? Является ли сознание закономерным этапом эволюции когнитивных функций или оно не связано с ними? Могла ли эволюция достичь высокого уровня когнитивных способностей без сознания?

Все попытки нарисовать более или менее непротиворечивую картину сознания заканчивались неудачей. Подозрение, не является ли сознание фикцией, возникло еще у шотландского философа Д. Юма (1711—1776). Он писал: «*Мы не можем с уверенностью говорить, существует ли внешний мир вне нашего сознания. Возможно, существует, а возможно, и нет*». Прошли века, но и в настоящее время сознание остается второй величайшей загадкой природы, наряду с явлением жизни.

«Идеалистические» концепции постулируют первичность сознания по отношению к материи. Периодически, на определенных витках развития науки, «идеализм» возрождается, получая новый импульс. Такой импульс его сторонники находят в последних разработках теоретической физики, где сейчас изменяются представления о «первичности» и «вторичности». Поэтому слово «идеализм» взято в кавычки, так как само это понятие в настоящее время радикально пересматривается.

Предприняты многочисленные попытки дать более-менее четкое определение сознанию. Согласно П. В. Симонову (1926—2004), сознание есть оперирование знаниями, т. е. способность к направленной передаче информации в виде условных символов (Симонов П. В., 1987). Еще большее значение многие ученые придают фактору отделения себя от среды. Ощущение собственного Я у животных обычно проверяется узнаванием себя в зеркале (Eccles J., 1980). Атрибутом сознания часто называют способность оценить знания, намерения, мысли других, что охватывается неопределенным термином «эмпатия». Другим атрибутом выступает способность манипулирования информацией, включая обман.

В такой разноголосице признаков общепринятого определения сознания так и не появилось. В англоязычной литературе обычно выделяют самостоятельные понятия: *consciousness* (сознание), *awareness* (осознание), *self-awareness* (самосознание), однако четких границ для каждого из них нет. Сюда можно добавить и такие термины, как *mind* (разум), *intelligence* (ум), *intellect* (интеллект). Как это обычно бывает, обилие терминов не прибавляет ясности в их понимании.

Весьма интересную версию природы сознания развивает В. М. Аллахвердов. Он убедительно показывает, что традиционно приписываемые сознанию функции (отражение реальности, регуляция деятельности, улучшение адаптации) на самом деле таковыми не являются. Более того, некоторым функциям организма сознание часто только мешает, нарушая отлаженную эволюцией физиологию организма. Относительно вопроса «отражения реальности» В. М. Аллахвердов пишет: «*Сознание упрощает действительный мир и далеко не точно его отражает. Оно лишь догадывается о причинах, господствующих в мире*» (Аллахвердов В. М., 2003).

В другой своей работе автор развивает эту мысль: «*...мы видим только то, что понимаем, мир в нашем восприятии всегда искажается* ***до узнаваемости,*** *из памяти вытесняется то,* ***что не соответствует*** *нашим ожиданиям. Сознание... умудряется* ***сглаживать*** *многие возникающие противоречия между имеющимися представлениями и опытом*» (Аллахвердов В. М., 2004, выделено автором).

Можно вспомнить, что еще основоположник эволюционного направления в психиатрии, английский психиатр Г. Модсли (1835—1918) подчеркивал незначительную роль сознания в детерминации поведения человека.

Какие же «обязанности» оказались возложенными на сознание в процессе эволюции? Согласно версии В. М. Аллахвердова, сознание является особым механизмом мозга для принятия решений в ситуациях отсутствия четких критериев выбора одной из нескольких альтернатив. После этого сознание приписывает сделанному выбору ***неслучайный характер.*** Таким образом, задача механизма сознания заключается в оправдании сделанного выбора и подтверждении собственных гипотез. Именно поэтому человеку столь чуждо понятие случайности, именно поэтому он столь страстно ищет подтверждение собственным гипотезам. Это верно как в обыденной жизни, так и в научном мире. Поэтому и пред-

ставление человека о самом себе столь прочно фиксируется, иногда на всю жизнь.

Определяющая роль сознания именно в состоянии неопределенности косвенно подтверждалась во многих наблюдениях. Бесспорной заслугой З. Фрейда явилось понимание параноидного симптома не как первичного, а как вторичного, как попытки восстановить нарушенную целостность своего мира (Сакс О., 2010). Эксперименты с постгипнотическим внушением показали, что человек может делать что-то по неизвестной для него причине, но при этом ***обязательно*** должен придумать правдоподобное объяснение своим поступкам.

В свое время важным этапом в процессе постижения природы сознания явились работы американского психолога Л. Фестингера (1919—1989). Они нашли обоснование в его **теории когнитивного диссонанса,** которую можно считать одним из достижений психологии XX в. Исследования Л. Фестингера изменили наши представления о социальном поведении человека. Когнитивным диссонансом Л. Фестингер назвал состояние столкновения в сознании человека альтернативных концепций, что приводит к ощущению дискомфорта. Человек всеми силами старается избавиться от этого состояния. Неприятным следствием диссонанса является частая враждебность и агрессивность (иногда неосознаваемая) к носителю «тревожащей» информации. А «тревожащей» будет любая информация, которая разрушает личную картину мира, т. е. ту картину, которую человек усвоил в процессе своего обучения (Фестингер Л., 2000).

Разрабатываемое в эволюционной психологии понятие социального контакта отмечает другую особенность нашего сознания — подверженность индоктринации, следование социальным стереотипам. Поэтому общепринятое правило «Если есть А, то будет Б» часто определяет принятие решения. Этот феномен объясняют долгим периодом социальной эволюции человека в палеолите, когда, возможно, и проходило становление сознания (Tooby J., Cosmides L., 1990).

К сожалению, большинство авторов, акцентируя свое внимание на природе сознания у человека, не касаются вопроса его происхождения в ходе антропогенеза. Здесь можно высказать такую гипотезу, связывающую возникновение сознания с развитием когнитивных способностей.

Вероятно, на ранних этапах антропогенеза эволюция психики предков человека не имела особых отличий от эволюции психики других животных. Однако на поздних этапах она приобретает все более специфическую направленность в сторону развития когнитивных способностей. Инсайт становится все более и более частым «гостем» в психике нашего предка. Это порождает новую проблему — проблему выбора. На каком инсайте следует остановиться, если они противоречат друг другу? Сознание и возникает для этого выбора, причем скорость выбора (даже путем самообмана) важнее его точности. Мы, наверное, никогда не сможем узнать, когда и как это произошло. Исходя из сказанного, можно дать определение сознанию как эволюционной адаптации для эмоционального равновесия при высоком уровне когнитивных способностей.

«Установку» сознания на эмоциональное равновесие отмечает российский физиолог и приматолог Л. А. Фирсов (1920—2006). В своей последней книге он дал физиологическую интерпретацию тяги нашего сознания к самообману, обыграв слова А. С. Пушкина (1799—1837) «я сам обманываться рад». Л. А. Фирсов пишет: «*Замечено, что человек живет большей частью в придуманном им мире образов и мечтаний. Он любит обманываться... В чем же причина его самообмана? Наше сознание находится под контролем своей же логической картины мира. По-*

этому мы склонны во всех своих суждениях скатываться именно к ней, а не к так называемой „объективности"... Для нас важнее гармония с самим собой, и только потом с сущностью внешнего мира» (Фирсов Л. А., Чиженков А. М., 2006).

Остается весьма важный вопрос: обязательно ли высокий уровень когнитивных способностей должен породить сознание? Нобелевский лауреат, австралийский нейрофизиолог Дж. Экклс (1903—1997) считал, что сознание — это побочный продукт эволюции мозга (Eccles J., 1989). Подобные мысли мы можем найти еще в трудах немецких философов Э. Гартмана (1842—1906) и Ф. Ницше (1844—1900).

Действительно, нет никаких доказательств того, что сознание является закономерным этапом развития психики, поэтому данный вопрос еще долго будет вызывать споры ученых. Однако нельзя исключить, что «побочность» и закономерность представлены в сознании вместе. Вероятно, определенно высокий уровень когнитивных способностей закономерно порождает основной аспект сознания — ощущение собственного «Я». Но, с другой стороны, эта новая инстанция психики не является прямым «совершенствованием» когнитивных процессов. Функцию «психзащиты» сознание приобрело, по всей видимости, вторично, по ходу своего развития. Подобные феномены неоднократно наблюдались в природе, когда какая-либо структура, возникнув спонтанно, «приспосабливается» эволюцией для определенных функций.

Остается еще и другой вопрос, издавна волнующий человека. Кто, кроме него самого, обладает сознанием: антропоиды, собака, воробей, осьминог, инфузория (рис. 12.1)?

Этологические исследования содержат наблюдения, в той или иной мере подразумевающие наличие атрибутов сознания у животных. Некоторые из них мы рассмотрели выше. Весьма впечатляют действия шимпанзе с воображаемыми предметами. У животных с менее развитым мозгом, например у крыс, в экспериментах наблюдались трудно объяснимые феномены, но нет доказательств наличия у них понятия собственного Я, связанного со способностью животного смотреть на себя со стороны (Humphrey N., 1978; Griffin D., 1982).

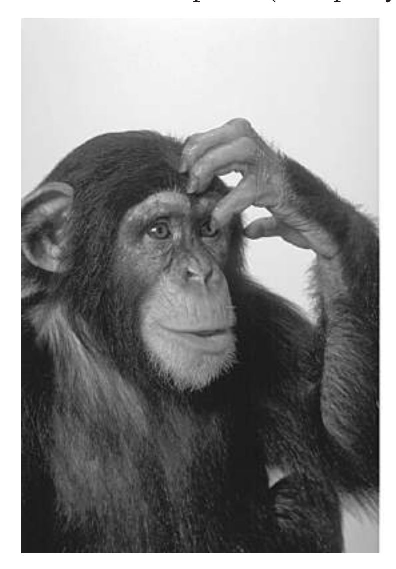



Рис. 12.1. Кто, кроме человека, обладает сознанием?

К настоящему времени обозначилась тенденция не проводить качественных различий между психикой человека и животных. Учитывая распространенность параллелизма в эволюции, можно предполагать, что способность к мышлению высокого уровня не была «забронирована» за человеком. Такому положению предшествовали многочисленные эксперименты, убедительно показавшие не только исключительно высокий уровень развития психики многих представителей животного мира, но и единые принципы феномена мышления. Подчеркивая отсутствие принципиальных различий, многие современные авторы указывают на общность психики человека и животных. Допускается возможность возникновения сознания в ходе различных филогенезов у организмов с различным устройством нервной системы (Резникова Ж. И., 2005). Вспомним версию возможного развития мыслительных способностей у динозавров при другом ходе эволюционных событий.

Естественно, пока мы не можем четко сказать, что такое сознание, мы не можем говорить о его носителях. Поэтому сейчас в наличии имеется самый широкий диапазон мнений по вопросу, кто является носителем сознания: только человек, «высшие» животные, все животные, все живое...

Какие гипотезы предлагаются в настоящее время относительно мозговых механизмов сознания и психики? Перед их рассмотрением еще раз отметим, что сами эти понятия в некоторых подходах четко не разделены.

12.5. Модели психики и сознания

Согласно данным нейрофизиологии, мозг рассматривается как целостная структура, поэтому не стоит тратить усилия на поиски «центра сознания». По одной из версий, мозг постоянно имеет дело как с вновь поступающей информацией, так и с информацией, сохраненной в памяти. В нейрофизиологии весьма популярна гипотеза «повторной сигнализации», предполагающая повторный вход возбуждения в исходную группу нейронов с последующим синтезом информации из других групп нейронов и из внешней среды (Edelman G., 1989).

Возможно, предпосылкой возникновения сознания стало специфическое взаимодействие между совокупностями информации, перерабатываемыми по отдельности двумя разными полушариями (Адам Д., 1983). Причем информация каждого полушария воспринималась другим как «независимая сущность» (Матурана У., 1996). Чего больше во взаимодействии полушарий — сотрудничества или соперничества? Этот вопрос встал сразу после открытия феномена функциональной асимметрии и до сих пор продолжает волновать ученых.

Однако наибольший резонанс вызывают компьютерные модели, на которых следует остановиться подробнее.

В 1936 г. английский математик А. М. Тьюринг (1912—1954) описал универсальный преобразователь дискретной информации, получивший название «машины Тьюринга» и проложивший путь к созданию компьютера. А. М. Тьюринг рассматривал человеческую память как менее совершенный вариант компьютерной памяти. Основным отличием интеллекта человека он считал способность правдоподобно лгать. «Тест Тьюринга» стал направляющим вектором разработок искусственного интеллекта. Сам А. М. Тьюринг был уверен, что к 2000 г. проблема искусственного интеллекта будет решена. Он ошибся.

Однако широкое распространение информационных технологий явилось причиной активной разработки моделей памяти, использующих компьютерные метафоры. Человек стал рассматриваться как система по приему и переработке информации, а компьютер — как модель человеческого мышления и создания систем искусственного интеллекта.

Дальнейшим развитием компьютерной модели в психологии явилась теория фреймов. **Фрейм** — это целостный образ реальности, который хранится в памяти и регулирует активность. Детали такого образа могут быть изменены. Процесс приобретения знаний рассматривается как преобразование фреймов и фреймовых систем. Теория фреймов, несмотря на всю ее разработанность, не смогла во всей полноте описать процесс познания, природу субъективной реальности и индивидуальных различий.

Многие нейробиологи относятся с большим подозрением к компьютерным моделям психики. Основной их контрдовод — высокая степень недетерминированности системы нейронов, образующих мозг. Мозг отличается большой пластичностью, способностью изменять свою структуру и физиологию в ходе развития. Английский нейрофизиолог С. Роуз видит принципиальное отличие мозга от компьютера в том, что мозг работает не только с информацией, но и со смыслом, причем сама информация может радикально преобразовываться. *«Воспоминание — это больше, чем извлечение файлов из памяти компьютера»* (Роуз С., 1995).

Наличие таких факторов, как мотивация, внимание, интерес, действительно отличает процессы памяти животных и человека от компьютерной обработки информации. У живых организмов запоминание представляет собой активный процесс. Представление о мозге как о компьютере со своим «процессором» и «жестким диском» — это чистая метафора. Человек и животные отбирают для фиксации в памяти из потока информации, поступающей из внешнего мира, только значимую информацию. Для такого отбора существуют специальные механизмы фильтрации, предотвращающие загромождение памяти новой информацией. По мере развития организм совершенствует такую способность. Часто процесс запоминания с возрастом улучшается благодаря возрастающей способности группировать материал.

Большие надежды в постижении тайн психики, особенно в вопросах интеллекта и сознания, были связаны с разработкой **эмерджентного подхода.** Он берет свое начало в теории «эмерджентной эволюции», предложенной С. Александером (1859—1938) и К. Лойд-Морганом (1852—1936). Концепция «эмерджентной эволюции» гласит, что взаимодействие между элементами на одном уровне приводит к качественно новым явлениям на другом уровне. Эмерджентное свойство представляет собой новообразование, принципиально не сводимое к его составляющим. Эта концепция как бы противоположна редукционистскому подходу. Активным сторонником эмерджентного подхода к проблеме психики был американский нейрофизиолог Р. Сперри, лауреат Нобелевской премии 1981 г. (Сперри Р., 1994).

Известный специалист по поведению человека, с которым мы уже встречались на этих страницах, Дж. Даймонд популярно рассматривает как эмерджентные признаки «счастливые браки» и успешное одомашнивание животных. Метафорично называя эмерджентный подход «принципом Анны Карениной», он обыгрывает фразу великого русского писателя Л. Н. Толстого (1829—1910) из его одноименного романа: «*Все счастливые семьи похожи друг на друга, каж-*

дая несчастная семья несчастлива по-своему», подразумевая, что для счастливого брака необходимо совпадение всех факторов, а несовпадение любого из множества факторов приводит к различным несчастным бракам. Также была необходима совокупность всех факторов, чтобы животное подходило для одомашнивания (Даймонд Дж., 2009).

Однако эмерджентный подход на удивление мало продвинул наше понимание механизмов психики.

Среди многочисленных моделей психики весьма интересна голографическая модель, в которой психическое отражение рассматривается как голограмма, возникающая в результате функционирования головного мозга (Дружинин В. Н., 2002).

Голография — это способ записи и воспроизведения информации, основанный на волновой интерференции. Интерференция представляет собой результат наложения когерентных (имеющих одинаковую частоту и постоянную разность фаз колебаний) волн. Примером когерентных волн является лазерное излучение.

Общую теорию голографии разработал еще в 1948 г. венгерский физик Д. Габор (1900—1979). Им же был предложен термин **голограмма** для обозначения изображения, зафиксированного на фоточувствительной поверхности. За свои работы Д. Габор был удостоен Нобелевской премии в 1971 г.

Голографическая модель психики была предложена американским нейрофизиологом К. Прибрамом (Pribram K., 1991). Действительно, свойства оптической голограммы наводят на мысль об аналогичном механизме психики. Это распределение информации по всему объему носителя, невероятная способность к концентрации информации, способность давать трехмерные, необычайно реалистические изображения объектов, возможность проявляться далеко от носителя. Самой интересной особенностью голограммы является способность ее малой части давать картину целого. Более того, голографическая техника позволяет синтезировать новые образы, комбинируя различные изображения.

В клинических исследованиях неоднократно описаны случаи патологий, когда объем мозга составлял ничтожную долю от нормы (до 5 %), однако это не сказывалось на интеллектуальной деятельности. Аналогичные результаты показывают эксперименты над животными — удаление 99 % коры у крыс не приводило к потере способности к научению (Смит Н., 2003). Объяснение подобных случаев с точки зрения традиционной науки о мозге весьма затруднительно.

Однако голографическая модель психики остается сугубо «кабинетной» теорией — ее экспериментальное обоснование является делом будущего.

Австрийский философ К. Р. Поппер (1902—1904), автор многочисленных трудов по теории сознания, даже выдвинул гипотезу «мира предрасположенностей» как вероятностных сил, воздействующих на настоящее из будущего (Поппер К. Р., 2000). Здесь мы вступаем в область таинственного, которым так богата психика.

12.6. Загадки психики

Наиболее таинственная сфера психики в массовом сознании обычно ассоциируется с явлениями, описанными в парапсихологии. Это телепатия, телекинез, спиритизм, шаманизм, выход астрального тела, автоматическое письмо, полтергейст, левитация, ясновидение и многое другое. Количество литературных источников, посвященных этим явлениям, огромно, а их объективный критический анализ дан относительно давно. Хорошим примером может служить книга

датского психолога А. Леманна «Иллюстрированная история суеверий и волшебства», изданная еще в 1893 г. Однако неискоренимая жажда чудес, свойственная человеку, явилась живительным источником парапсихологии, которая гордо прошагала через века и все научные революции. Бесчисленные разоблачения, даже саморазоблачения «магов» и «чародеев» не смогли отвернуть от нее широкие массы людей самого разного уровня образования. Хотя среди представителей «большой науки» распространено брезгливое отношение к парапсихологии, в этой прослойке также имеется длинный список ее поклонников.

Безусловно, 99 % «феноменов» — это проявление психопатологии или проделки ловких аферистов. Хотя и в этом случае многовековая история «чудес» представляет интерес. Но несоизмеримо больший интерес представляет загадочный 1 %. Есть ли он как физическое, а не только психологическое явление? Пусть не 1 %, а только 0,0001 % — не имеет значения. Как сказал один из «отцов» современной психологии В. Джеймс: «*И одна белая ворона доказывает, что белые вороны существуют*». В. М. Аллахвердов, подчеркивая свое скептическое отношение к парапсихологическим феноменам, тем не менее предостерегает от категоричных выводов: «*...если мы вообще не понимаем, что в этом мире делает сознание*» (Аллахвердов В. М., 2003).

Существует одна область, в которой сконцентрированы многие загадки психики и, возможно, все заслуживающие внимания факты парапсихологии. Это **гипноз.** Споры вокруг гипноза имеют долгую и бурную историю. В настоящее время гипноз не лишен научной презентабельности, хотя имеет самые различные интерпретации. Интересный анализ парапсихологических феноменов сквозь призму гипнотических эффектов дан в книге английского исследователя Д. Роклиффа «Таинственные и сверхъестественные явления» (Роклифф Д., 1992).

Современную историю гипнотизма обычно начинают с деятельности Ф.-А. Месмера (1734—1815), но его признание научным сообществом наступило только после работ французского врача Ж. Шарко (1823—1893) и его ученика П. Жане (1859—1947). Другой французский врач И. Бернгейм (1837—1919) явился создателем альтернативного подхода, в котором подчеркивал отсутствие различий между гипнозом и внушением — **суггестией.** Таким образом, Францию с полным правом можно считать родоначальницей научного изучения гипноза. Неудивительно, что именно в Париже в 1889 г. прошел 1-й Международный конгресс по гипнотизму.

Как это ни покажется странным, XX в. практически ничего не прибавил к нашему пониманию механизмов гипноза, а только обозначил узловые проблемы, которые мы и рассмотрим. В центре дискуссий вокруг природы гипноза оказалась проблема наличия у «загипнотизированных» специфических физиологических изменений. Четких критериев так и не нашли, поэтому никогда не уменьшалось количество ученых, отвергающих специфику гипноза.

Весьма скомпрометировали гипноз в глазах научного сообщества многочисленные факты симуляции, выявляемые на протяжении всей его истории. Они подробно описаны в различных книгах, что позволило некоторым авторам весь гипноз рассматривать как симуляцию. Особенно часто в этом случае приводят примеры «отрицательной галлюцинации» и «множественной личности».

Понятие «отрицательной галлюцинации» используется для состояния, когда человек не слышит и не видит определенные окружающие предметы. Если сомнамбуле (самая глубокая стадия гипноза) на сцене внушить нахождение на лес-

ной полянке, то он будет охотно собирать «цветы», одновременно обходя «несуществующие» предметы (Шойфет М. С., 2010). Как можно одновременно видеть и сцену, и «поляну»?

Сенсационный интерес, подогреваемый прессой и художественными фильмами, вызвал феномен «множественной личности». В этом случае человек периодически перевоплощается в разные личности, часто с противоположными характеристиками. Ни одна из «субличностей» не помнит о существовании другой. В английской литературе такое явление получило даже специальное обозначение — MPD (Multiple personality disorder). П. Жане, который был первопроходцем в исследованиях MPD, считал его формой истерии.

Сторонники версии гипноза-симуляции с иронией смотрят на подобные явления, видя в них игру взрослых людей. Недаром получило широкое распространение определение гипноза как «сумасшествия вдвоем»: каждый из вовлеченных в гипнотические отношения (гипнотизер и гипнотизируемый) играет ту роль, которую другой от него ожидает (Шерток Л., 1992). Американские психотерапевты Б. М. Алман и П. Т. Ламбру в своей книге «Самогипноз» метко замечают, что «*...крякать уткой, завывать, как Фрэнк Синатра, и дико хохотать можно и без вхождения в транс*». Всем сомневающимся в этом авторы советуют зайти в любую пивную (Алман Б. М., Ламбру П. Т., 1995).

Но многие факты невозможно объяснить симуляцией. Сторонники физиологической специфичности гипноза ключевую роль отдают гипотетическому «триггерному механизму», который рассматривается как самозапускающаяся система переключения работы нейронных ансамблей мозга. Неоднократно публиковались данные об изменении физиологических реакций при регрессии возраста, хотя другие авторы опровергают подобные факты.

Американский психолог Э. Хилгард (1904—2001) не сомневался в наличии специфического гипнотического состояния. Он является автором неодиссоциационной теории гипноза, в которой постулирует иерархию систем, контролирующих поведение человека. При диссоциации происходит отделение подсистемы от центральной контролирующей инстанции, чьи функции передаются гипнотизеру (Hilgard E., 1965). В 1991 г. Э. Хилгард за свои работы был признан одним из наиболее выдающихся психологов XX в.

Другой американский психолог Л. Кюби (1896—1973) также внес важный вклад в разработку подходов к пониманию механизмов гипноза. Он очень осторожно подходил к формированию выводов, справедливо критиковал теории, объясняющие механизм гипноза через его следствия. По его мнению, такие явления как перенос, регрессия, внушаемость — это не атрибуты гипноза, а его эпифеномены (Kubie L. S., 1961).

Л. Кюби допускал замену гипнотизера другим объектом (даже неодушевленным), который гипнотизируемый наделяет могущественными свойствами. Разделяя взгляды И. П. Павлова на гипноз как очаг кортикального возбуждения, окруженного зоной торможения, Л. Кюби считал, что в процессе гипноза происходит вытеснение всех стимулов, не исходящих от гипнотизера. Человек отказывается от механизмов самозащиты, чтобы отдать свою безопасность в руки другого существа (реального или воображаемого).

Почему так происходит? В выяснении этого вопроса видный теоретик в области гипнотизма и истории медицины, французский психотерапевт Л. Шерток (1911—1991) особые надежды возлагал на исследования в области этологии. Основатель этологии К. Лоренц в своих работах применил понятие индоктрина-

ции как подверженности внушению. Хотя К. Лоренц и не касался физиологических механизмов гипноза, но подчеркивал эволюционно-генетические корни индоктринации. С ним солидарен один из самых известных российских «гипнотизеров» В. Л. Райков, который считал гипноз эволюционной находкой природы, одним из механизмов защиты (Райков В. Л., 1998).

Академик П. В. Симонов усматривал аналогию гипнотического воздействия у животных и человека и подавления «рефлекса свободы» (термин И. П. Павлова). Животные капитулируют перед явно превосходящим в силе противником, выражая это общим обездвиживанием, что может погасить агрессивную реакцию врага. Человек также отдает свою «волю» тому, кто имеет авторитет и от кого ожидает помощи (Симонов П. В., 1987). Чем выше авторитет, тем сильнее действие гипноза. Так проявляется древний филогенетический механизм подчинения «вожаку стаи», от которого зависело благополучие всех. З. Фрейд индивидуальный гипноз остроумно назвал «толпой из двоих», где гипнотизер играет роль лидера, а гипнотизируемый — толпы. Но значительно легче включается этот механизм при массовых процессах. Посмотрите на снимки, между которыми почти век (рис. 12.2). Несмотря на диаметрально различную направленность эмоций, механизм, консолидирующий массы, один и тот же. Массовый гипноз в действии!

Состояние массовой эйфории аллегорично называют «сном разума». А как связан гипноз с обычным сном? Споры о взаимосвязи гипноза и сна имеют долгую историю. Но до сих пор эти споры держатся только на словах: для современной науки одинаково непонятны механизмы того и другого, как и природа сновидений. П. В. Симонов рассматривал сон, бодрствование и гипноз как равноправные состояния организма. Единого центра этих состояний в мозге нет, хотя активация определенных структур может стимулировать переход к одному из них. Большинство нейронов мозга активно постоянно.

Сновидения остаются такой же тайной для современного человека, как и для его первобытного предка. Многочисленные попытки найти скрытый смысл сновидений не увенчались успехом. Не будем всерьез рассматривать сказки-интерпретации психоаналитиков.

Изучение гипноза в бодрствующем состоянии в основном было направлено на проблему концентрации внимания. И. Бернгейм отмечал единый механизм «дезинтеграции» сознания в обоих случаях, что позволило ему поставить знак равенства между гипнозом и внушением. Еще раньше В. Вундт говорил: «*При внушении мы имеем дело с односторонним направлением внимания*». Эта точка





Рис. 12.2. Массовый гипноз в действии

зрения нашла многочисленных приверженцев. Но только ли в концентрации внимания суть гипноза? Каков механизм внушения, в чем его сила? В очередной раз мы сталкиваемся с тем, что одно непонятное явление интерпретируют другим, не более понятным. В психологии появились многочисленные классификации видов внушения, которые, как обычно, только увели в сторону от сути явления. Однако феномен постгипнотического внушения может пролить свет на природу сознания, поскольку при нем наблюдается выраженная аргументация самых несуразных действий.

Огромный интерес всегда вызывал спор вокруг возможности манипулирования личностью под гипнозом, вероятности заставить человека сделать что-либо, противоречащее его моральным устоям. Пониманию проблемы мешал сенсационный характер многих сообщений, которые подхватывались и искажались «желтой прессой». В противовес дутым сенсациям, специалисты подчеркивали, что внутренний «сторожевой пункт» не позволит человеку переступить грань. Однако другие авторы видят проблему много сложнее. В глубокой стадии сомнамбулизма человек поступает так, словно содержание внушения и есть сама реальность. Он находится во власти галлюцинаций, которые уносят его в ирреальный мир (Шойфет М. С., 2010).

Феномен гипнотических галлюцинаций неразрывно связан с гипнозом. Трудно определить наличие истинных сенсорных образов, поскольку представления могут быть результатом суггестии. Такие псевдогаллюцинации люди воспринимают как реальные. Особенно легко они формируются при массовом внушении. Если в толпе сотни людей начинают кричать, например, «вот летит», то остальные подсознательно дорисовывают аналогичную картину. Впоследствии их уже невозможно переубедить, что на самом деле они ничего не видели. Эмоциональное состояние и внушаемость — вот основные составляющие гипнотического эффекта. Давно замечено, что состояние эмоционального напряжения является благоприятной почвой для галлюцинаций. Так, вера в чудеса неизбежно порождает свидетельства в пользу их существования.

Вскрыть причину явления — это еще не значит понять его механизм. Механизм гипноза, как и механизм возникновения галлюцинаций, остается тайной. Все попытки понять их природу неизбежно упираются в проблему памяти. Особый интерес представляет феномен искажения наших воспоминаний при твердой уверенности человека в их точности. Внедрение в память ложных воспоминаний получило название **конфабуляции** (Уотерфилд Р., 2006). Наиболее легко она реализуется при заполнении фрагментов воспоминаний о каком-то событии согласованной историей. Сконструированная таким образом фабула фиксируется в памяти как истинная. Здесь сразу напрашивается интереснейший вопрос: как формируются наши воспоминания? Чего в памяти больше — реальности или фантазии? Вспоминая давние события, не дорисовываем ли мы их своей фантазией? Российский нейрофизиолог С. В. Савельев пишет: «*Уродцы и балбесы из прошлого со временем становятся атлантами и титанами мысли, гнилые избушки — дворцами, а городская помойка — райским запахом детства. Память сохраняет воспоминания, но модифицирует их так, как хочется ее обладателю*» (Савельев С. В., 2005).

Этот феномен сильно затрудняет изучение истории. Что такое исторический факт? Какова степень его достоверности? Количество подтверждающих источников особой роли не играет — желающие могут сравнить горы литературы «сталинистов» и «антисталинистов». Это совсем недавнее время. Что же тогда

говорить о временах А. Македонского и А. Невского? Посмотрите на изображения комет в «воспоминаниях» жителей Средневековья или на изображения гомункулуса натурфилософов...

Уже первые наблюдения, сделанные основателем нейрохирургии, канадским ученым У. Пенфилдом (1891—1976), показали, что стимуляция определенных зон мозга вызывает зрительные и слуховые ощущения, похожие на забытые воспоминания, сновидения или галлюцинации. Иногда смутные образы в начале стимуляции становились все более четкими по мере ее продолжения. Такие наблюдения вызвали бурные дискуссии среди ученых. Особенно интригующим был вопрос о связи феномена с подлинными событиями.

У. Пенфилд считал, что галлюцинации при нейрохирургических операциях — это не фантазии, а воспоминания. Значит, мозг сохраняет точную запись всех событий? Как при этом определить вклад памяти и воображения? Эти вопросы пока остаются без ответа. Но они проливают свет на возможную природу парапсихологических феноменов как результат повреждения (или видоизменения) определенных зон мозга. Особенно логично такое объяснение в случае нарушения взаимосвязи между левым и правым полушариями. В этом случае и возникают ощущения голосов «извне», MPD, образы демонов, инопланетян, астральных тел. Американский психолог Дж. Джейнс выдвинул гипотезу, что первобытный человек внутренние управляющие «команды», связанные с развитием лобных долей, начинает принимать за голоса «свыше». Возможно, это послужило в дальнейшем истоком формирования религиозных представлений (Jaynes J., 1990).

Некоторые загадки психики могут быть разрешены открытиями в области сенсорной физиологии. Исследования больных с поврежденной зрительной долей коры показали, что такие больные способны видеть, но «не замечают» этого, не осознают виденное и считают себя полностью слепыми. Значит, зрительная информация поступает в мозговые центры принятия решений каким-то другим путем (Смит К., 2005).

12.7. На пороге новой научной революции

Авторы всех работ, которые отличает глубокий анализ проблемы психики и сознания, подчеркивают, сколь мизерны наши знания в этой области. «*Надежных критериев наличия сознания нет*», — пишет В. М. Аллахвердов и добавляет, что никто не знает, куда сознание уходит во время сна, и уходит ли вообще. И о наличии сознания у кого-то другого можно только предполагать, но не знать (Аллахвердов В. М., 2003). В. М. Розин в своей работе ставит «детские» вопросы, которые современная психология оставляет без ответа: «*...что с нами происходит, когда мы думаем, воображаем, читаем, смотрим фильмы, видим сны?*» (Розин В. М., 1997).

Обилие сложных и нерешенных вопросов в проблеме психики, особенно относящихся к психике человека, толкнуло некоторых авторов (а среди них и ученых с мировым именем) на позицию признания отдельной психической реальности. Так, с точки зрения австралийского нейрофизиолога Дж. Экклса, мозг — это устройство для взаимодействия с «ментальными мирами», под которыми он и понимает «психическое» (Eccles J., 1989). Похожих «идеалистических» взгля-

дов придерживались и такие выдающиеся нейрофизиологи, как нобелевский лауреат Ч. Шеррингтон и основатель нейрохирургии У. Пенфилд.

Неоднократно исследователи мозга (особенно сторонники «ментальных миров») отмечали, что нам известен лишь факт участия мозга в когнитивных процессах. Но это еще не значит, что мозг является их причиной. В нервной системе мы наблюдаем только физиологические процессы — нервные импульсы, гормональную активность, метаболизм клеток. Мы не можем наблюдать акты обработки информации, мышления, сновидений, формирования репрезентаций.

Немецкий эмбриолог и философ Г. Дриш (1867—1941) всеобщим фактором развития (в онтогенезе, в филогенезе и во Вселенной) считал энтелехию. Термин «энтелехия» был взят им у Аристотеля. Концепция Г. Дриша первоначально рассматривалась как сугубо «идеалистическая», однако современный системный подход позволяет найти ей научное обоснование. Интенсивные разработки ведутся в этом направлении в рамках синергетики. Но, несмотря на все ее успехи, переход от неживого к живому, сущность жизни и разума до сих пор не раскрыты.

Среди многих ученых распространено мнение, что разгадка тайн памяти и сознания придет вместе с революцией в физике, в частности в квантовой механике. По мнению известного английского физика Р. Пенроуза, ключом к пониманию природы сознания может стать концепция, которая соединит квантовую механику и теорию относительности (Пенроуз Р., 2005). В настоящее время Р. Пенроуз является активным сторонником «квантовой теории сознания». Она была предложена в 1993 г. С. Хамероффом на базе голографической модели, в которой роль источников когерентных волн выполняют структуры цитоскелета — микротрубочки. Интересно, что микротрубочки есть у большинства эукариотических клеток. Это неизбежно приводит к выводу, что сознание — ***общий атрибут жизни*** (Hameroff G. [et al.], 2002). Однако существуют и другие гипотезы, также использующие подходы квантовой механики (Macgregor R., 2006). Их рассмотрение мы отложим до новой книги.

А эту закончим оптимистическим высказыванием И. В. Гёте: «*Природа есть живая книга, непонятная, но не непостижимая*».



ЛИТЕРАТУРА

Адам Д. Восприятие, сознание, память: размышление биолога. — М., 1983.

Айзенк Г. Парадоксы психологии. — М., 2009.

Алексеев В. П. Становление человечества. — М., 1984.

Алексеевич Л. А., Барабанова Л. В., Суллер И. Л. Генетика одомашненных животных. — СПб., 2000.

Аллахвердов В. М. Опыт теоретической психологии (в жанре научной революции). — СПб., 1993.

Аллахвердов В. М. Методологическое путешествие по океану бессознательного к таинственному острову сознания. — СПб., 2003.

Аллахвердов В. М. Не пора ли нынче, братья-психологи, начать новые песни и не растекаться мыслию по древу? // Психология—ВШЭ. — 2004. — Т. 1. — № 4. — С. 113—125.

Алман Б. М., Ламбру П. Т. Самогипноз. — М., 1995.

Альбертс Б. [и др.]. Молекулярная биология клетки : в 5 т. — М., 1987.

Андреева Н. Г., Обухов Д. К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. — СПб., 1999.

Анохин К. В. Молекулярная генетика памяти: когнитивная регуляция экспрессии генов в мозге при обучении // Успехи современной нейрохимии. — СПб., 2003. — С. 33—45.

Аткинсон Р. Человеческая память и процесс обучения. — М., 1980.

Ашмарин И. П., Каразеева Е. П. Нейропептиды // Биохимия мозга. — СПб., 1999. — С. 232—266.

Батуев А. С. Физиология ВНД и сенсорных систем. — СПб., 2005.

Бекофф М. Эмоциональная жизнь животных. — СПб., 2010.

Белоусов Л. В. Основы общей эмбриологии. — М., 2005.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции. — М., 1977.

Бердников В. А. Эволюция и прогресс. — Новосибирск, 1991.

Бёрн Э. Игры, в которые играют люди. Люди, которые играют в игры. — СПб., 1998.

Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстер Л. Мозг, разум и поведение. — М., 1988.

Бутовская М. Л. Тайны пола. Мужчина и женщина в зеркале эволюции. — Фрязино, 2004.

Бэйрд Д. Яичник // Гормональная регуляция размножения у млекопитающих. — М., 1987. — С. 118—144.

Веккер Л. М. Психика и реальность: единая теория психических процессов. — М., 1998.

Вилюнас В. Психология развития мотивации. — СПб., 2006.

Винер Н. Кибернетика. — М., 1983.

Выгодский Л. С. Мышление и речь. — М., 1996.

Голдберг Э. Управляющий мозг. — М., 2003.

Голубовский М. Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. — СПб., 2000.

Гороховская Е. А. Становление этологии. — М., 2001.

Грант В. Эволюция организмов. — М., 1980.

Грегори Р. Л. Разумный глаз. — М., 2003.

Греченко Т. Н. Психофизиология памяти // Основы психофизиологии / под ред. Ю. А. Александрова. — М., 1997. — С. 112—129.
Гроф С. За пределами мозга. — М., 1993.
Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. — М., 1992.
Давиденков С. Н. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. — М., 1947.
Даймонд Дж. Ружья, микробы и сталь. — М., 2009.
Дамбинова С. А. Синаптические мембранные рецепторы, ионные каналы // Биохимия мозга. — СПб., 1999. — С. 205—231.
Данилова Н. Н. Психофизиология. — М., 2004.
Дольник В. Р. Непослушное дитя биосферы. — СПб., 2003.
Дружинин В. Н. Основания когнитивной психологии // Когнитивная психология / под ред. В. Н. Дружинина, Д. В. Ушакова. — М., 2002.
Дьюсбери Д. Поведение животных: сравнительные аспекты. — М., 1981.
Ещенко Н. Д. Биохимия психических и нервных болезней. — СПб., 2004.
Ещенко Н. Д. Энергетический обмен в головном мозге // Биохимия мозга. — СПб., 1999. — С. 124—168.
Жуков Д. А. Биология поведения: гуморальные механизмы. — СПб., 2007. — 443 с.
Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. — Л., 1977.
Заварзин А. А. Основы сравнительной гистологии. — Л., 1985.
Зорина З. А., Полетаева И. И. Зоопсихология. Элементарное мышление животных. — М., 2003.
Зорина З. А., Полетаева И. И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетики поведения. М., — 2002.
Зорина З. А., Смирнова А. А. О чем рассказали «говорящие» обезьяны. — М., 2006.
Каменская М. А. Синаптическая передача. Медиаторы // Биохимия мозга. — СПб., 1999. — С. 179—204.
Карш Ф. Гипоталамус и передняя доля гипофиза // Гормональная регуляция размножения у млекопитающих. — М., 1987. — С. 8—31.
Кендал Э., Хокинс Р. Биологические основы обучения и индивидуальности // В мире науки. — 1992. — № 11—12. — С. 43—51.
Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. — М., 1985.
Клименко Р. Е. Мозг и поведение: ситуация выбора жизненных стратегий // Мозг и разум. — М., 1994. — С. 97—112.
Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм. Вечная дилемма или возможность синтеза? — СПб., 2002.
Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. — Киев, 1982.
Корочкин Л. И. Биология индивидуального развития. — М., 2002.
Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. — М., 1986.
Куб Э. Источник мысли. — М., 2011.
Курчанов Н. А. Антропология и концепции биологии. — СПб., 2007.
Курчанов Н. А. Генетика человека с основами общей генетики. — СПб., 2006; 2-е изд. — СПб., 2009.
Курчанов Н. А. Генетика человека с основами общей генетики (пособие для самоподготовки). — СПб., 2010.
Курчанов Н. А. Междисциплинарный подход в образовании. — СПб., 2000.

Курганов Н. А. Природа поведения и проблемы образования. — СПб., 2008.
Ладыгина-Котс Н. Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. — М., 1935.
Леонгард К. Акцентуированные личности. — М., 2001.
Линдблад Ян. Человек — ты, я и первозданный. — М., 1991.
Линкольн Дж. Эпифиз // Гормональная регуляция размножения у млекопитающих. — М., 1987. — С. 71—99.
Ломброзо Ч. Гениальность и помешательство. — М., 1995.
Лоренц К. Год серого гуся. — М., 1984.
Лоренц К. Оборотная сторона зеркала. — М., 1998.
Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. — М., 1973.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М., 1968.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М., 1974.
Мак-Фарленд Д. Поведение животных. — М., 1988.
Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. — М., 1983.
Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. — М., 2010.
Матурана У. Биология познания // Язык и интеллект. — М., 1996.
Метерлинк М. Тайная жизнь термитов. — М., 2002.
Моррис Д. Голая обезьяна. — СПб., 2001.
Моррис Д. Людской зверинец. — СПб., 2004.
Мосевицкий М. И. Распространенность жизни и уникальность разума? — СПб., 2008.
Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину. — М., 2005.
Нестурх М. Ф. Происхождение человека. — М., 1970.
Никандров В. В. Методологические основы психологии. — СПб., 2008.
Николаева Е. И. Психофизиология. — М., 2003.
Николс Дж., Мартин Р., Валлас Б., Фукс П. От нейрона к мозгу. — М., 2008.
Олескин А. В. Биополитика. — М., 2001.
Оно С. Генетические основы прогрессивной эволюции. — М., 1973.
Ортега-и-Гассет Х. Избранные труды. — М., 1997.
Палмер Дж., Палмер Л. Эволюционная психология. — М., 2003.
Паткин Е. Л. Эпигенетические механизмы распространенных заболеваний человека. — СПб., 2008.
Пенроуз Р. Новый ум короля. — М., 2005
Пиаже Ж. Психология интеллекта. — СПб., 2003.
Пиз А. Язык телодвижений. — М., 1995.
Полянский Ю. И. Дарвинизм: история и современность. — Л., 1988. — С. 5—15.
Попов В. В. Геномика с молекулярно-генетическими основами. — М., 2008.
Поппер К. Р. Мир предрасположенностей, эволюционная эпистемология и логика социальных наук // К. Поппер и его критика. — М., 2000. — С. 176—194.
Райков В. Л. Биоэволюция и совершенствование человека. Гипноз, сознание, творчество, искусство. — М., 1998.
Ратнер В. А. Генетика, молекулярная кибернетика. — Новосибирск, 2002.
Резникова Ж. И. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. — М., 2005.
Резникова Ж. И. Между драконом и яростью. — М., 2000.

Резникова Ж. И. Популяции и виды на весах войны и мира. — М., 2001.
Ридли М. Геном: автобиография вида в 23 главах. — М., 2008.
Розин В. М. Психология: теория и практика. — М., 1997.
Ройтман В. А., Беэр С. А. Паразитизм как форма симбиотических отношений. — М., 2008.
Роклифф Д. Таинственные и сверхъестественные явления. — СПб., 1992.
Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных : В 2-х тт. — М., 1992.
Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию. — М., 1995.
Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены, эволюция. — М., 1986.
Савельев С. В. Происхождение мозга. — М., 2005.
Сакс О. Человек, который принял жену за шляпу. — М., 2010.
Селье Г. На уровне целого организма. — М., 1972.
Симонов П. В. Мотивированный мозг. — М., 1987.
Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. — М., 1948.
Смирнов А. Ф. Структурно-функциональная организация хромосом. — СПб., 2009.
Смит К. Биология сенсорных систем. — М., 2005.
Смит Н. Современные системы психологии. — М., 2003.
Сперри Р. Перспективы менталистской революции и возникновение нового научного мировоззрения // Мозг и разум. — М., 1994. — С. 20—44.
Старобогатов Я. И. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. — Л., 1988. — С. 138—145.
Стил Э., Линдли Р., Бландэн Р. Что если Ламарк прав? — М., 2002.
Тарантул В. З. Геном человека. — М., 2003.
Тинберген Н. Мир серебристой чайки. — М., 1974.
Тинберген Н. Поведение животных. — М., 1978.
Титов А. А. Нейрохимические основы памяти // Биохимия мозга. — СПб., 1999. — С. 267—295.
Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. — М., 1964.
Уотерфилд Р. Гипноз: скрытые глубины. — М., 2006.
Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. — М., 1993.
Фестингер Л. Теория когнитивного диссонанса. — СПб., 2000.
Фирсов Л. А., Чиженков А. М. Подсознательное поведение антропоидов и ребенка. — СПб., 2006.
Фридман Э. П. Занимательная приматология. — М., 1985.
Фридман Э. П. Приматы. — М., 1979.
Фриш К. Из жизни пчел. — М., 1980.
Фромм Э. Душа человека. — М., 1992.
Хайнд Р. Поведение животных. — М., 1975.
Хамори Й. Долгий путь к мозгу человека. — М., 1985.
Хесин Р. Б. Непостоянство генома. — М., 1984.
Холл К., Линдсей Г. Теории личности. — М., 1997.
Холодная М. А. Психологическое тестирование и право личности на современный вариант развития // Психология. — ВШЭ. — 2004. — Т. 1. — № 2. — С. 66—75.
Хорган Дж. Конец науки. — СПб., 2001.
Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. — М., 1990.
Хьелл Л., Зиглер Д. Теории личности. — СПб., 1997.
Чайковский Ю. В. Наука о развитии жизни. — М., 2006.

Чернышева М. П. Гормоны животных. — СПб., 1995.
Шаталкин А. И. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. — М., 2009.
Шерток Л. Гипноз. — М., 1992.
Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. — Л., 1969.
Шовен Р. Поведение животных. — М., 2009.
Шойфет М. С. Гипноз: преступники и жертвы. — М., 2010.
Шорт Р. Эстральный и менструальный циклы // Гормональная регуляция размножения у млекопитающих. — М., 1987. — С. 145—192.
Шукер К. Удивительные способности животных. — М., 2006.
Шульц Д. П., Шульц С. Э. История современной психологии. — СПб., 1998.
Эйба-Эйбесфельдт И. Биологические основы эстетики // Красота и мозг. — М., 1995. — С. 29—73.
Эйбл-Эйбесфельдт И. Зачарованные острова: Галапагосы. — М., 1971.
Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. — М., 1984.
Юнг К. Г. Человек и его символы. — М., 1997.

Alcock J. Animal behavior. — Sunderland, 1984.
Alcock J. The Triumph of Sociobiology. — N. Y., 2000.
Ardrey R. The Territorial Imperative. A Personal Inquiry into Animal Origins of Property and Nation. — N. Y., 1966.
Ashby R. Introduction to Cybernetics. — N. Y., 1956.
Barkow J., Cosmides L., Toody J. (Eds.) The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture. — N. Y., 1992.
Bindra D. Motivation: a Systematic Reinterpretation. — N. Y., 1959.
Bliss T., Lomo T. Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path // J. Physiol., 1973. — No 232. — P. 331—356.
Bolles R. Theory of Motivation. — N. Y., 1967.
Boysen S. T. Counting in chimpanzees. Nonhuman principles and emergent properties of number // The Development of Numerical Competence Animal and Human Models. — Hillsdale, 1993. — P. 39—61.
Brannon E., Terrace H. Ordering of the numerosities 1 to 9 by monkeys // Science. — 1998. — V. 282. — No 10, P. 746—749.
Britten R., Davidson E. Gene regulations for higher organisms — a theory // Science. — 1969. — V. 165. — P. 349—357.
Brown J. The evolution of Behavior. — N. Y., 1975.
Buss D. The evolution of desire. — N. Y., 1994.
Buss D. The psychology of human mate selection // Handbook of evolutionary psychology: Ideas, issues and applications. — N. Y., 1998.
Byrne R. The Thinking Ape. Evolutionary Origins of Intelligence. — Oxford, 1998.
Byrne R., Whiten A. Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Human. — Oxford, 1988.
Calhoun J. Population density and social pathology // Sci. Amer. — 1962. — V. 206. — P. 139—148.
Carlson N. Physiology of Behavior. — L., 1994.
Chomsky N. Language and mind. — N. Y., 1972.
Chomsky N. Rules and Representations. — N. Y., 1980.
Cook G., Hill A. Genetics of susceptibility to human infections disease // Nat. Rev. Genet. — 2001. — V. 2. — P. 967—977.
Darlington C. The Evolution of Genetic Systems. — N. Y., 1958.

Dawkins R. The Selfish Gene. — Oxford, 1976.

Dennett D. Darwin's Dangerous Idea Evolution and the Meanings of Life. — N. Y., 1995.

Diamond J. The third chimpanzee: The evolution and future of the human animal. — N. Y., 1992.

Dobzhansky Th. Evolution, genetics and man. — N. Y. — London, 1975.

Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. — N. Y.,1937.

Eccles J. An instruction-selection theory of learning in the cerebellar cortex // Brain Res. — 1977. — V. 127. — P. 327—368.

Eccles J. Evolution of Brain: Creation of the self. — Routledge, 1989.

Eccles J. The human psyche. — Heidelberg, 1980.

Edelman G. The remembered present. A biological theory of consciousness. — N. Y., 1989.

Eibl-Eibesfeldt J. Ethology — the biology of behaviour. — N. Y., 1970.

Eibl-Eibesfeldt J. Human ethology. — Chicago, 1989.

Evert J. Neuroethology. — Heidelberg, 1980.

Ewer R. The «instinct to teach» // Nature. — 1969. — V. 222. — P. 698.

Fisher R. The Genetical Theory of Natural Selection. — Oxford, 1930.

Fouts R., Mills S. Next of Kin. My Conversation with Chimpanzees. — N. Y., 2002.

Galef B., Giraldeau L. Social influence on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions // Anim. Behav. — 2001. — V. 61. — P. 3—15.

Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. — New Haven, 1940.

Gould S. Darwinism and the expansion of evolutionary theory // Science. — 1982. — V. 216. — P. 380—387.

Gould S., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. — 1977. — V. 3. — P. 115—151.

Grafen A. Natural selection, kin selection and group selection // Behavioural Ecology. — Oxford, 1984.

Griffin D. Animal mind — human mind. — Berlin, 1982.

Griffin D. The Question of Animal Awareness. — N. Y., 1976.

Haldane J. The Causes of Evolution. — L., 1932.

Halliday T. Sexual Strategy. — Oxford, 1980.

Hameroff G. [et al.]. Conduction pathway in microtubules, biological quantum computation and consciousness // Biosystems. — 2002. — V. 64. — No 1—3. — P. 149—168.

Hamilton W. The genetical evolution of social behaviour // J. Theor. Biol. — 1964. — V. 7. — P. 1—32.

Harlow H. Leaning to love. — San-Francisco, 1971.

Hartman H., Fedorov A. The origin of the eukaryotic cell: a genomic investigation // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 2002. — V. 99. — P. 1420—1425.

Hebb D. The organization of behavior. — N. Y., 1949.

Hess E. Imprinting // Science. — 1959. — V. 130. — P. 133—141.

Hess E. Imprinting in the birds // Science. — 1964. — V. 146. — P. 1128—1139.

Hilgard E. Hypnotic susceptibility. — N. Y., 1965.

Hinde R. Biological bases of human social behaviour. — N. Y., 1974.

Hodos W. Some perspectives on the evolution of intelligence and the brain // Animal Mind — Human Mind. — Berlin, 1982.

Humphrey N. Nature's physiologists // New Sci. — 1978. — No 78. — P. 900—901.

Huxley J. Evolution: The Modern Synthesis. — L., 1942.

Huxley J. The evolutionary progress // Evolution as a Process. — London, 1954.

Jackson J. Selected writings of John Highlings Jackson. — N. Y., 1958.

Jaynes J. Origin of Consciousness in the Breakdown of the Bicameral Mind. — N. Y., 1990.

Jerison H. Evolution of the Brain and Intelligence. — N. Y., 1973.

King M.-C., Wilson A. Evolution of two levels in humans and chimpanzee // Science. — 1975. — V. 188. — P. 107—116.

Koehler O. Thinking without words // Proceeding of the 14th International Cong. Of Zoology, 1953. — Copenhagen, 1956. — P. 75—88.

Krebs J., Davies N. An Introduction to Behavioral Ecology. — Oxford, 1993. — 3-rd ed.

Kubie L. S. Hypnotism. A Focus for Psychophysiological and Psychoanalytic Investigations // Arch. Gen. Psychiatry. — 1961. — V. 4 — P. 40—54.

Kuo Z. The Dynamics of Behaviour Development. — N. Y., 1967.

Lerner I. The Genetic Basis of Selection. — N. Y., 1958.

Leyhausen P. Cat Behavior. — N. Y., L., 1979.

Lorenz K. Das sogenannte Bose. Zur Naturgeschichte der Agression. — Wien, 1963.

Lorenz K. Evolution and Modification of Behaviour. — Chicago, 1965.

Lorenz K. The comparative method in studying innate behaviour patterns // Sym. Soc. Exp. Biol. — 1950. — V. 4. — P. 221—268.

Macgregor R. Quantum mechanics and brain uncertainty // J. Interg. Neuroscience. — 2006. — V. 5. — P. 373—380.

Mackintosh N. Abstraction and discrimination // The Evolution of Cognition. The Vienna Series in Theoretical Biology. — 2000. — P. 123—143.

Mathews G. Bird Navigation. — Cambridge, 1955.

May R. (Ed.) Existential psychology. — N. Y., 1969.

Maynard Smith J. Evolution and the Theory of Games. — Cambridge, 1982.

Maynard Smith J. Evolutionary genetics. — Oxford, 1989.

McGaugh J., Gold P. Modification of memory by electrical stimulation of the brain // Neural mechanism in learning and memory. — Cambridge — Mass., 1976.

Miller G. How mate choice shaped human nature: A review of sexual selection and human evolution // Handbook of evolutionary psychology. — Eribaum, 1998.

Nagel T. What is it like to be a bat // Philosophical Review. — 1974. — V. 83. — P. 435—450.

Neisser U. Cognitive Psychology. — N. Y., 1967.

Nottenborn F. Ontogeny of bird song // Science. — 1970. — No 167. — P. 950—956.

Parr L., Wall F. de. Visual kin recognition in chimpanzees // Nature. — 1999. — V. 399. — P. 647—648.

Pepperberg I. The Alex Studies. — Cambridge, 2002.

Povinelly D. Folk Physics for Apes. — Oxford, 2000.

Premack D. Animal Cognition // Animal Review of Psychology. — 1983. — V. 34. — P. 351—362.

Pribram K. Brain and Perception: Holonomy and Structure in Figural Processing. — Erlbaum, 1991.

Savage-Rumbaugh S., Shanker T., Taylor T. Apes, Language and the Human Mind. — N. Y., 1998.

Scarr S. Developmental theories for 1990-s: Development and individual differences // Child Development. — 1992. — V. 63. — P. 1—19.

Scott J., Fuller J. I. Genetics and the social behaviour of the dog. — Chicago, 1965.

Seligman M. E., Hager J. Biological boundaries of learning. — N. Y., 1972.

Singer S., Nicolson G. The fluid mosaic model of the structure of cell membranes // Science. — 1972. — V. 175. — P. 720—731.

Sperry R. A modified concept of consciousness // Psychol. Rev. — 1969. — V. 76. — P. 532—536.

Squire L. Memory and Brain. — Oxford, 1987.

Stanley S. Macroevolution. — San Francisco, 1979.

Tabony J. Microtubules viewed as molecular ant colonies // Biol. Cell. — 2006. — V. 90. — P. 603—617.

Thorpe W. Animal nature and human nature. — Cambridge, 1974.

Thorpe W. Learning and Instinct in Animals. — L., 1963.

Tiger L., Fox R. The Imperial Animal. — N. Y., 1971.

Tinbergen N. Derived Activities their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution // Quart. Rev. Biol. — 1952. — V. 27, P. 1—32.

Tinbergen N. On Aims and Methods in Ethology // Tierpsychol. — 1963. — V. 20. — No 5. — P. 410—433.

Tinbergen N. The Study of Instinct. — London, 1951.

Tomasello M., Call J. Primate Cognition. — Oxford, 1997.

Tooby J., Cosmides L. The past explains the present: Emotional adaptations and the structure of ancestral environments // Ethology and sociobiology. — 1990. — V. 11. — P. 375—424.

Trivers R. Social evolution. — Reading, 1985.

Trivers R. The evolution of reciprocal altruism // Quart. Rev. Biol. — 1971. — V. 46. — P. 35—57.

Tulving E. Elements of Episodic Memory. — Oxford, 1983.

Uexkull J. von. Streifziige durch die Umwelten von Tieren und Menschen. — Berlin, 1934.

Verhaegen M. [et al.]. Aquarboreal ancestors // Trends in Ecology and Evolution. — 2002. — V. 17, 5. — P. 212—217.

Visalberghi E. Success and understanding in cognitive tasks: a comparison between *Cebus apella* and *Pan troglodytes* // International Journal of Primatology. — 1997. — V. 18. — No 5. — P. 811—830.

Waal F. de. Bonobo sex and society. The behavior of a close relative challenges assumptions about male supremacy in human evolution // Sci. Amer. — 1995. — March. — P. 82—88.

Waal F. de. Chimpanzee politics: power and sex among apes. — N. Y., 1982.

Wells M. Brain and Behaviour in Cephalopods. — L., 1966.

Wilson A., Carlson S., White T. Biochemical evolution // Ann. Rev. Biochem. — 1977. — V. 46. — P. 573—639.

Wilson E. On human nature. — Cambridge, 1978.

Wilson E. Sociobiology. The New Synthesis. — Cambridge, 1975.

Woodruff G., Premack D. Intentional communication in the chimpanzee: The development of deception // Cognition. — 1979. — No 7. — P. 333—362.

Wright S. Evolution in mendelien population // Genetics. — 1931. — V. 16. — P. 97—159.

Wynne-Edwards V. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. — Edinburgh — London, 1962.

Wynne-Edwards V. Self-regulating systems in populations of animals // Science. — 1965. — V. 147. — P. 1543—1548.

Учебное издание

Николай Анатольевич КУРЧАНОВ

**ПОВЕДЕНИЕ:
ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОДХОД**

Учебное пособие

Редактор *Карандашова Н. Э.*
Корректор *Терентьева А. Н.*
Дизайн *Илюхина И. Ю.*
Компьютерная верстка *Илюхина И. Ю.*

Подписано в печать 27.03.2012. Формат $70 \times 100^1/_{16}$.
Печ. л. 14,5 л. Тираж 1000 экз. Заказ №

ООО «Издательство „СпецЛит“».
190005, Санкт-Петербург, Измайловский пр., 29,
тел./факс: (812) 251-66-54, 251-16-94,
http://www.speclit.spb.ru

Отпечатано «Первая Академическая типография „Наука“»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

ISBN 978-5-299-00514-1

9 785299 005141